



Universidad Nacional Mayor de San Marcos

Universidad del Perú. Decana de América

Facultad de Ciencias Biológicas

Escuela Profesional de Ciencias Biológicas

**Anatomía craneana y posición filogenética de un nuevo
cachalote enano (Odontoceti: Kogiidae) del mioceno
tardío de la formación Pisco, Arequipa, Perú**

TESIS

Para optar el Título Profesional de Biólogo con mención en

Zoología

AUTOR

Aldo Marcelo BENITES PALOMINO

ASESOR

Víctor Raúl PACHECO TORRES

Lima, Perú

2018



Reconocimiento - No Comercial - Compartir Igual - Sin restricciones adicionales

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>

Usted puede distribuir, remezclar, retocar, y crear a partir del documento original de modo no comercial, siempre y cuando se dé crédito al autor del documento y se licencien las nuevas creaciones bajo las mismas condiciones. No se permite aplicar términos legales o medidas tecnológicas que restrinjan legalmente a otros a hacer cualquier cosa que permita esta licencia.

Referencia bibliográfica

Benites, P. (2018). *Anatomía craneana y posición filogenética de un nuevo cachalote enano (Odontoceti: Kogiidae) del mioceno tardío de la formación Pisco, Arequipa, Perú*. [Tesis de pregrado, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Facultad de Ciencias Biológicas, Escuela Profesional de Ciencias Biológicas]. Repositorio institucional Cybertesis UNMSM.



Universidad Nacional Mayor de San Marcos
(Universidad del Perú, Decana de América)

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**ACTA DE SESIÓN PARA OPTAR AL TÍTULO PROFESIONAL DE
BIÓLOGO CON MENCIÓN EN ZOOLOGÍA
(MODALIDAD: SUSTENTACIÓN DE TESIS)**

Siendo las 16:15 horas del 29 de octubre de 2018, en el Salón de Grados de la Facultad de Ciencias Biológicas y en presencia del jurado formado por los profesores que suscriben, se dio inicio a la sesión para optar al Título Profesional de Biólogo con mención en **Zoología** de **ALDO MARCELO BENITES PALOMINO**.

Luego de dar lectura y conformidad al expediente N° **030-EPCB-2018**, la titulando expuso su tesis: **"ANATOMÍA CRANEANA Y POSICION FILOGENÉTICA DE UN NUEVO CACHALOTE ENANO (ODONTOCETI: KOGIIDAE) DEL MIOCENO TARDÍO DE LA FORMACIÓN PISCO, AREQUIPA, PERÚ"** y el Jurado efectuó las preguntas del caso calificando la exposición con la nota 20, calificativo: Aprobado con máximos honores.

Finalmente, el expediente será enviado a la Escuela Profesional de Ciencias Biológicas y al Consejo de Facultad para que se apruebe otorgar el Título Profesional de Biólogo con mención en **Zoología** a **ALDO MARCELO BENITES PALOMINO** y se eleve lo actuado al Rectorado para conferir el respectivo título, conforme a ley.

Siendo las 17:45 horas se levantó la sesión.

Ciudad Universitaria, 29 de octubre de 2018.

Dra. RINA RAMIREZ MESÍAS
(PRESIDENTA)

Dr. VÍCTOR PACHECO TORRES
(ASESOR)

Dr. NIELS VALENCIA CHACÓN
(MIEMBRO)

Dr. CÉSAR AGUILAR PUNTRIANO
(MIEMBRO)

Dedicatoria

Esta tesis va dedicada a todos aquellos niños y niñas que sintieron fascinación por los dinosaurios desde pequeños, para aquellos que se interesaron por conocer la naturaleza y que eligieron seguir el camino de ser científicos, como alguna vez lo hice algunos años atrás, para que sepan que no es un camino fácil.

Pero que, si siguen pensando así y siguen fascinándose con cada pequeña pizca de naturaleza, se vuelve una de las travesías más asombrosas que puede haber.

Agradecimientos

A mi asesor, Dr. Víctor Pacheco, por haberme introducido por primera vez al mundo de la sistemática, su apoyo, comentarios y correcciones durante la realización del presente trabajo. Al Dr. Niels Valencia por haber apoyado al laboratorio al que pertenezco desde el inicio y sus revisiones de este manuscrito. Al Dr. César Aguilar por sus comentarios de este manuscrito de tesis y discusiones de sistemática. A la Dra. Rina Ramírez por presidir el comité de sustentación y por sus comentarios sobre el manuscrito final.

A mi mentor y co-asesor, Dr. Rodolfo Salas-Gismondi, por haberme apoyado a lo largo de toda mi trayectoria universitaria y haberse arriesgado al recibirme a tan temprana edad en el laboratorio que ahora considero mi hogar, el Departamento de Paleontología de Vertebrados. Este trabajo es el reflejo de todas esas horas invertidas desde que empecé apoyando en el laboratorio, de todas esas salidas de campo, de todas esas horas aprendiendo y disfrutando de la paleontología.

A Mario Urbina, por tantos años recorriendo el desierto, ser el mejor paleontólogo de campo que cualquier equipo pudiera desear y la gratitud con la que comparte sus conocimientos. Por todos esos años de sacrificio lejos de la civilización, descubriendo los mejores fósiles marinos del planeta año tras año.

A mis compañeros de laboratorio Manuel Burga, Diego Bellido, Angélica Aliaga, Rafael Varas, Manuel Laime, Iván Alvarado e Iván Meza, el equipo más dispar,

divertido y entusiasta que he conocido hasta la fecha. A Alí Altamirano y Julio Reyes por facilitarme el único cráneo de *Kogia* de todo el país. A Walter y Eusebio por ser estupendas personas, además de excelentes técnicos en paleontología. A Marcelo Stucchi por las discusiones acerca de la fauna fósil de la Formación Pisco y su ayuda en las salidas de campo.

Al Dr. Jorge Velez-Juarbe, por haberme convencido de empezar a trabajar con el grupo más fascinante y desconocido de cetáceos, los cachalotes; así como por haberme provisto de bibliografía, fotografías y bases de datos, sin las cuales este trabajo no hubiera sido posible. Por haberme motivado a conseguir la pasantía sin la cuál esta investigación no hubiera madurado. Este trabajo representa el primer paso hacia una colaboración que espero en un futuro, conlleve a múltiples artículos acerca de este grupo.

A Jaime Bran Sarmiento, por la espectacular ilustración que hizo reconstruyendo a los animales acá referidos y por las amenas discusiones sobre cetáceos fósiles.

Al programa Research Experience in the Tropics de la Smithsonian Tropical Research Institute (STRI, Panamá) y al Dr. Carlos Jaramillo por haberme recibido con los brazos abiertos en el Center for Tropical Paleoecology and Archeology (CTPA). A la Dra. Oris J. Rodríguez-Reyes, a Damian Cárdenas, Enrique Moreno, Diana Jiménez, Laura Mora, Dirley Cortés y Luisa Hincapie por haber hecho mi estadía en el CTPA y “La Jaula” tan entretenida y amena durante los meses de mi pasantía.

Al Dr. Olivier Lambert, Dr. Christian de Muizon, Dr. Giovanni Bianucci, Dr. Alberto Collareta, Dr. Felix Marx, Dr. Manuel Martinez-Cáceres; la “realeza de la paleocetología” por su increíble apoyo durante sus visitas a Perú, discusiones acerca de los fósiles y haberme motivado a seguir trabajando con mamíferos marinos.

Al Dr. François Pujos, Dr. Pierre-Olivier Antoine, Dr. Fernando Novas y a muchos otros paleontólogos que han visitado mi país, Perú y se han quedado fascinados de la riqueza que tenemos, apostando por estudiar material de un país muy lejano y distinto al suyo.

A todos mis amigos y compañeros de las bases 09, 10, 11, 12 y 13 de la Facultad de Ciencias Biológicas, pero en especial a Pilar y Yaser por siempre haberse mantenido cercanos desde el inicio. A Estrella por haber soportado mis cambios de humor, frustraciones y tensión durante toda la redacción, ejecución y defensa de este trabajo.

A mis padres por haberme apoyado desde muy pequeño y haber estimulado mi creatividad, talentos y sobretodo esa insaciable curiosidad, que hace que siga y siga adelante queriendo investigar. En especial por ese primer libro de dinosaurios que me abrió las puertas a este mundo que ahora considero completamente parte de mi vida.

A mi alma máter, la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, por haberme abierto los ojos frente a la realidad nacional, haberme provisto con los mejores profesores que a pesar de las carencias sabían cómo sacar adelante a sus alumnos y, sobre todo por haberme dado la oportunidad de conocer tan excelentes personas y amigos a lo largo de todos estos años.

**“Debido a su perfecta adaptación a una completa vida acuática...los
cetáceos son en general los más peculiares y aberrantes de los
mamíferos”**

G.G. Simpson, 1945

Los Principios de la Clasificación y una Clasificación de los Mamíferos

Índice General

Dedicatoria.....	i
Agradecimientos	ii
Índice General.....	vii
Índice de Figuras	xi
Resumen	xiii
Abstract.....	xv
1 Introducción	1
2 Marco teórico.....	8
2.1 Historia Evolutiva de los Phyteteroidea	8
2.1.1 Biología	8
2.1.2 Sistemática	11
2.1.3 Kogiidae	15
2.2 Contexto Geológico	21
2.3 La Comunidad de Vertebrados Fósiles de Sacaco	23
3 Hipótesis	28
4 Objetivos.....	28
4.1 Objetivo General	28
4.2 Objetivos Específicos	28
5 Materiales y Métodos	29
5.1 Abreviaciones institucionales.....	29
5.2 Análisis filogenético	30

5.3	Estimación del tamaño corporal.....	33
5.4	Terminología anatómica.....	34
5.5	Abreviaturas morfológicas.....	34
6	Resultados.....	37
6.1	Análisis Filogenético	37
6.2	Sistemática Paleontológica.....	51
6.3	<i>Scaphokogia</i> sp. nov.	53
6.3.1	Espécimen tipo	53
6.3.2	Localidad Tipo.....	53
6.3.3	Diagnosis diferencial.....	53
6.3.4	Estadio ontogénico	54
6.3.5	Estimación del tamaño corporal.....	54
6.4	Descripción de la morfología craneal de <i>Scaphokogia</i> sp. nov...	55
6.4.1	Premaxilares	55
6.4.2	Maxilares	58
6.4.3	Palatinos	60
6.4.4	Lacrimojugal.....	61
6.4.5	Frontal.....	61
6.4.6	Región temporal.....	62
6.4.7	Vómer	64
6.4.8	Etmoides y Preesfenoides	64
6.4.9	Pterigoides	65
6.4.10	Aliesfenoides.....	65
6.4.11	Escamoso	67
6.4.12	Región Occipital.....	68

6.4.13	Timpánico	68
6.5	Comparaciones anatómicas	71
6.5.1	Premaxilares	71
6.5.2	Maxilares	74
6.5.3	Palatinos	75
6.5.4	Lacrimojugal.....	75
6.5.5	Frontal.....	76
6.5.6	Región temporal.....	76
6.5.7	Vómer	78
6.5.8	Etmoides y Preesfenoides	78
6.5.9	Pterigoides	78
6.5.10	Aliesfenoides.....	79
6.5.11	Escamoso	79
6.5.12	Región Occipital.....	81
6.5.13	Timpánico	81
7	Discusión.....	83
7.1	Filogenia e historia evolutiva de Kogiidae.....	83
7.2	Evolución del cráneo en Kogiidae.....	91
7.2.1	Complejo Nasal y Cuenca Supracraneal	91
7.2.2	Rostro y Canal Mesorostral	95
7.2.3	Adaptaciones alimenticias	99
7.3	La comunidad marina de Sacaco	102
8	Conclusiones.....	107
9	Sugerencias.....	109
10	Referencias Bibliográficas	110

Anexos	134
Anexo 1. Taxones fósiles presentes en el área de Sacaco (niveles AGL, MTM & SAS)	134
Anexo 2. Matriz filogenética empleada	139
Anexo 3. Descripción de los caracteres morfológicos empleados	143
Anexo 4. Mediciones craneales de MUSM 973.....	153
Anexo 5. Glosario	155

Índice de Figuras

Figura 1. Vista dorsal del cráneo del cachalote enano <i>Kogia breviceps</i> (A) y la orca pigmea <i>Feresa attenuata</i> (B).....	3
Figura 2. Apariencia externa de las tres especies actuales de cachalotes y comparación en su tamaño con el ser humano (buzo).....	4
Figura 3. Diagrama general de la anatomía craneal de <i>Physeter macrocephalus</i> , en vista lateral derecha.. Modificado de Madsen et al. (2002).	10
Figura 4. Filogenia resumen de los Physeteroidea..	14
Figura 5. Diagrama de la cabeza de <i>Kogia</i>	16
Figura 6. Sinapomorfías de Kogiidae en la región dorsal del cráneo de <i>Nanokogia isthmia</i> UF-28000 (A) según Lambert et al. (2016).	17
Figura 7. Sinapomorfías de Kogiidae en la región lateral izquierda del cráneo de <i>Kogia sima</i> (A) según Lambert et al. (2016):.....	18
Figura 8. Vista esquemática del cráneo de <i>Scaphokogia cochlearis</i> en vista dorsal, ventral y lateral. Modificado de Muizon (1988).	20
Figura 9. La transgresión marina del Mioceno tardío (Formacion Pisco) en Ica y el norte de Arequipa.....	22
Figura 10. Reconstrucción del ambiente de Sacaco durante el Mioceno tardío.	27
Figura 11. Filogenia de consenso estricto obtenida a partir de 3204 árboles más parsimoniosos, usando el algoritmo de búsqueda heurística.....	42
Figura 12. Filogenia de consenso estricto obtenida a partir de 567 árboles más parsimoniosos, usando el algoritmo de búsqueda heurística con pesos implicados para una valor k=2	49

Figura 13. Vista dorsal del cráneo de <i>Scaphokogia</i> sp. nov. (MUSM 973)..	57
Figura 14. Vista lateral del cráneo de <i>Scaphokogia</i> sp. nov. (MUSM 973)..	63
Figura 15. Vista lateral del cráneo de <i>Scaphokogia</i> sp. nov. (MUSM 973).	66
Figura 16. Bulla timpánica de <i>Scaphokogia</i> sp. nov. MUSM 973.	70
Figura 17. Comparación entre distintos cráneos de kógidos en vista dorsal....	73
Figura 18. Comparación entre distintos cráneos de kógidos en vista lateral.	77
Figura 19. Comparación entre distintos cráneos de kógidos en vista ventral. ...	80
Figura 20. Comparación entre timpánicos de kógidos	82
Figura 21. Filogenia calibrada en el tiempo de los Kogiidae.	90
Figura 22. Filogenia calibrada en el tiempo mostrando la variación en la forma de la región dorsal del cráneo en Physterioidea y la reducción de la cuenca supracraneal/fosa premaxilar.	93
Figura 23. Vista anterodorsal del cráneo de <i>Scaphokogia cochlearis</i> subadulto (MUSM 955).....	97
Figura 24. Reconstrucción del cráneo de <i>Scaphokogia</i> sp. nov. mostrando los músculos maseteros y temporales.....	100
Figura 25. Vista dorsal de la mandíbula de <i>Scaphokogia cochlearis</i> (MUSM 171) y dientes desarticulados.....	102
Figura 26. Reconstrucción de los tres physterioideos de la Formación Chagres en Panamá: cf. <i>Acrophyseter</i> , <i>Nanokogia isthmia</i> y <i>Scaphokogiinae</i> indet.	106

Resumen

Los cachalotes enanos de la familia Kogiidae son un grupo muy poco conocido de mamíferos marinos. El ejemplar MUSM 973 es un nuevo taxón de kógido proveniente del Mioceno tardío de la Formación Pisco, Montemar, Arequipa. Este animal es reconocido como Kogiidae debido a poseer una cuenca supracraneal reducida, ausencia del contacto entre escamoso y lacrimojugal, y la presencia de una cresta sagital. Se realizaron dos análisis filogenéticos principales a fin de contrastar las afinidades filogenéticas de este animal, junto a otros taxones fósiles de physeteroideos. Los resultados del análisis filogenético indican que MUSM 973 se encuentra cercanamente relacionado con *Scaphokogia cochlearis*, diferenciándose de éste por poseer un rostro más corto, mayor desarrollo de las crestas maxilares, un pterigoides mucho más prominente y el rostro ligeramente afinado anteriormente. La inclusión de MUSM 973 junto a *Scaphokogia* permite replantear el clado Scaphokogiinae como el grupo de kógidos que incluyen a animales con rostro mediano a largo, canal mesorostral muy desarrollado y cresta sagital desviada hacia el lado izquierdo del cráneo. El desarrollo hipertrofiado del canal mesorostral sugiere que dicha estructura pudo usarse a manera de sensor béntico, evidenciado también en la proyección ventral del rostro. Esta presumible adaptación, junto al desarrollo notorio del órgano espermaceti, pueden haber creado un nuevo nicho ecológico en el cual estos cachalotes prosperaron, antes de la llegada de los delfines. Finalmente, la inclusión de este nuevo taxón junto a *Koristocetus pescei*, *Acrophyseter deinodon* y *Scaphokogia cochlearis* demuestra que la diversificación del grupo fue mucho mayor a lo reportado para el Mioceno tardío. Además, se evidencia

que las condiciones existentes en el antiguo mar peruano debieron ser excepcionalmente ricas para poder mantener a esta gran diversidad de animales.

Palabras clave: Kogiidae, Physeteroidea, paleontología de vertebrados, morfología craneal, sistemática de cetáceos.

Abstract

Pygmy sperm whales are among the less known marine mammals. MUSM 973 is a new form from these animals from the late Miocene of the Pisco Formation, Montemar, Arequipa. This animal is recognized as a Kogiidae based on having a reduced supracranial basin, the lack of contact between the squamosal and the lacrimojugal complex, and the presence of a sagittal crest. Two main phylogenetic analysis were performed in order to test the evolutionary relationships of this animal, along with other physeteroids. The results of the analyses indicate that MUSM 973 is closely related to *Scaphokogia cochlearis*, differing from the latter because of the shorter rostrum, well-developed maxillary crests, a much prominent pterygoides and the narrower rostrum profile. The inclusion of MUSM 973 next to *Scaphokogia cochlearis* allows to redefine the Scaphokogiinae family as the group of kogids that include animals with a medium to large rostrum, having a well-developed mesorostral canal and a sagittal crest deviating to the left side of the skull. The hypertrophied development of the mesorostral canal suggests that this structure could have been used as a benthic sensor, also showed by the ventral deviation of the rostrum. This bizarre adaptation along with the notorious development of the spermaceti might have created a specialized ecological niche where scaphokogins diversified, before the arrival of true dolphins. Finally, the inclusion of this new species along with *Koristocetus pescei*, *Acrophyseter deinodon* and *Scaphokogia* suggest that the diversification pattern of this group was much larger than to what was initially proposed. Thus, this also suggests that the environmental conditions should have been exceptionally rich in order to support this large diversity.

Keywords: Kogiidae, Physeteroidea, vertebrate paleontology, cetaceans
systematic

1 INTRODUCCIÓN

Los modernos cetáceos son el resultado de 50 millones de años de evolución y adaptación a la vida marina. Estos animales se caracterizan debido a su cuerpo fusiforme, alargado e hidrodinámico, pérdida de los miembros posteriores, desarrollo de una aleta dorsal, miembros anteriores transformados en aletas con hiperfalangia y desarrollo de una aleta caudal horizontal (Marx et al., 2016). A pesar de esto, el cuerpo de los cetáceos es bastante homogéneo y muchas de las características de cada taxón son solamente reconocibles en la cabeza. La cabeza de estos animales contrasta notoriamente con el resto de mamíferos debido a que las narinas se han desplazado posteriormente hasta la región dorsal del mismo, produciendo un reordenamiento de los huesos craneales. El cráneo de los cetáceos se caracteriza por haber desarrollado una fuerte telescopía (Churchill et al., 2018; Miller, 1923), proceso caracterizado por la extensión de los maxilares y premaxilares hasta ocupar gran parte de la región dorsal del cráneo, y el desplazamiento posterior o lateral de numerosos huesos (jugales, frontales, parietales, occipital) (Miller, 1923; Perrin, 1975). Este proceso favoreció la evolución de una gran diversidad de ecologías y hábitats. Los cetáceos actuales se agrupan en dos grandes clados, Mysticeti y Odontoceti. Los misticetos son todos aquellos cetáceos que carecen de dientes en la mandíbula o maxilar y en vez de éstos, han desarrollado unas estructuras de queratina denominadas barbas para poder filtrar grandes cantidades de agua. Poseen dos espiráculos en la región dorsal de la cabeza para la respiración, pliegues gulares ubicados en la región ventral de la cabeza y, carecen de ecolocalización, proceso de emisión y recepción sonora que les permite ubicarse

o relacionarse con su ambiente. Los odontocetos incluyen a todos aquellos cetáceos que poseen dientes homodontos al menos en la mandíbula; un solo espiráculo para la respiración; y presentan un órgano graso o melón en la región dorsal del cráneo, cuya función principal es la ecolocalización (Cozzi et al., 2016).

Los cachalotes *Physeteroidea* son un grupo altamente especializado de odontocetos debido a su ecología restringida al nado en profundidad en busca de sus presas, los calamares (Clarke et al., 1993). El cráneo de estos animales contrasta notoriamente con el resto de cetáceos dentados debido a la fuerte asimetría de las narinas óseas externas (Geisler & Sanders, 2003) y al desarrollo de una cuenca supracraneal para albergar el espermaceti (Figura 1), órgano responsable de la potenciación sonora (Clarke, 2003). En la actualidad solo sobreviven tres especies de este grupo (Figura 2): el gran cachalote *Physeter macrocephalus* Linnaeus, 1758, el cachalote enano *Kogia sima* Owen, 1866 y el cachalote pigmeo *Kogia breviceps* (Blainville, 1838). El conocimiento acerca de la biología del grupo es bastante restringido debido a sus hábitos batipelágicos; a excepción de *Physeter*, que fue ampliamente estudiado en la primera mitad del siglo pasado, durante la época ballenera (Kostritsky & Piazza, 1952; Omura, 1950; Saetersdal et al., 1963). Contrariamente, el conocimiento sobre *Kogia* se mantiene bastante limitado debido a que son mamíferos poco avistados y muchas de las evidencias se restringen a carcazas varadas o algunos pocos fósiles (Vélez-Juarbe et al., 2015).

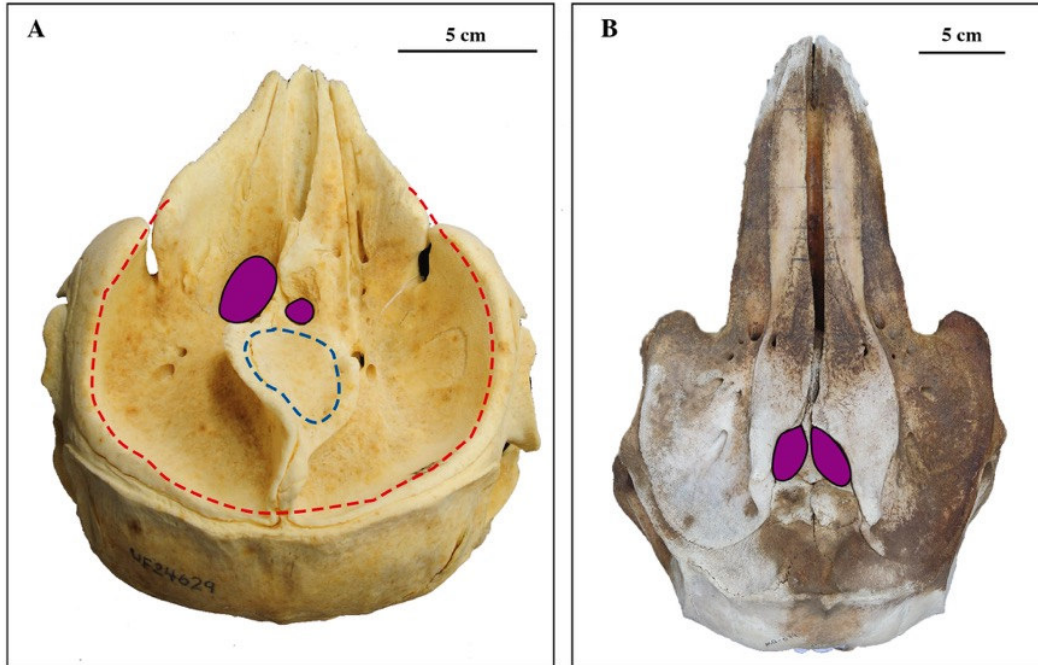


Figura 1. Vista dorsal del cráneo del cachalote enano *Kogia breviceps* (A) y la orca pigmea *Feresa attenuata* (B). Las zonas color morado muestran el área de las narinas óseas externas. A diferencia del resto de cetáceos, en *Kogia* existe una cuenca supracraneal (líneas rojas) donde descansa el complejo nasal y una fosa premaxilar (líneas azules) que alberga el órgano espermaceti.

El registro fósil diseminado a lo largo del mundo evidencia que las tres especies actuales son el remanente de una gran diversidad de animales que apareció hacia fines del Oligoceno (27-23 millones de años; Mchedlidze, 1970) y alcanzó su mayor apogeo durante el Mioceno tardío (10-6 millones de años; Bianucci & Landini, 2006; Fordyce & Muizon, 2001). Si bien la mayoría de restos fósiles corresponden a dientes o algunos fragmentos de mandíbulas, se conocen algunas especies en base a material craneano bastante bien preservado proveniente de Japón (Hirota, 1994; Kimura et al., 2006), Italia (Bianucci & Landini, 1999, 2006), Panamá (Vélez-Juarbe et al., 2015), Argentina (Cozzuol, 1993; Pérez et al., 2011), Perú (Lambert et al., 2008, 2016, 2010), entre otros. Los análisis filogenéticos tanto morfológicos como moleculares (Geisler et al.,

2011; McGowen et al., 2009) sustentan la presencia de los clados Kogiidae y Physeteridae (Figura 2). Sin embargo, el registro fósil sugiere la presencia de taxones basales que incluyen a los denominados “cachalotes raptorales” (Lambert et al., 2016; Vélez-Juarbe et al., 2015).



Figura 2. Apariencia externa de las tres especies actuales de cachalotes y comparación en su tamaño con el ser humano (buzo). Leyenda: *Kogia sima*, A; *Kogia breviceps*, B; *Physeter macrocephalus*, C. Creditos: Whitehead & Malcapin.

A pesar de la gran controversia que existe en base a la posición filogenética de la mayoría de physeteroideos, los kógidos son el grupo mejor soportado en las filogenias más recientes (Boersma & Pyenson, 2015; Geisler et al., 2011; Lambert et al., 2016; Vélez-Juarbe et al., 2015). Estos animales son reconocidos debido a su talla pequeña y reducción en el tamaño del órgano espermaceti (Vélez-Juarbe et al., 2015), contrastando notoriamente con el resto de cachalotes. Los Kogiidae, incluyen a *Kogia sima* y *Kogia breviceps*, y a varias especies fósiles, tales como *Kogia pusilla* (Pilleri, 1987) de Italia, *Nanokogia isthmia* Velez-Juarbe, 2015 de Panamá, *Praekogia cedrosensis* Barnes, 1973 de Baja California, entre otras. Entre los kógidos, *Scaphokogia cochlearis* Muizon,

1988 del Mioceno tardío de Sacaco, es el miembro más autapomórfico debido al desarrollo de una notoria paquiositosis en el cráneo, la forma tubular del rostro y presentar la cuenca supracraneal excavada en la superficie dorsal del cráneo. Debido a la presencia de estas características únicas a *Scaphokogia* se le asignó su propia subfamilia: Scaphokogiinae, a pesar de ser monotípica (Muizon, 1988; Vélez-Juarbe et al., 2015).

Las relaciones de parentesco entre los dos grupos restantes de physeteroideos han variado en composición de los clados y posición de los taxones a lo largo de los diversos análisis filogenéticos (Bianucci & Landini, 1999; Collareta et al., 2017; Lambert et al., 2010). La familia Physeteridae incluye a los modernos *Physeter*, así como a formas fósiles como *Idiophyseter merriami* Kellog, 1925 y *Aulophyseter morricei* Kellog, 1927. Estos animales se diferencian de otros physeteroideos debido a la reducción del tamaño de la fosa temporal y los dientes (Lambert et al., 2008). La posición filogenética de otros taxones, como *Orycterocetus crocodilinus* Cope, 1867, *Idiorophus patagonicus* Kellog, 1925 y *Physeterula dubusi* Van Beneden, 1877, es altamente debatida debido a que en algunos análisis éstos se ubican fuera de Physeteridae (Boersma & Pyenson, 2015; Lambert et al., 2010; Vélez-Juarbe et al., 2015) y en otros, son incluidos en este grupo (Bianucci & Landini, 2006; Lambert et al., 2008).

El tercer y último grupo, los Pan-Physeteroidea, son un grupo parafilético que incluye a las formas basales, así como a los denominados “cachalotes raptoriales” (Lambert et al., 2016; Vélez-Juarbe et al., 2015). Estos animales poseen una fosa temporal bastante desarrollada y dientes prominentes con

esmalte en la mandíbula y el maxilar (Lambert et al., 2008). En este grupo se incluyen formas de tamaño mediano, como *Zygophyseter varolai* Bianucci & Landini, 2006, *Brygmophyseter shigensis* Hirota & Barnes, 1995, *Acrophyseter deinodon* Lambert, 2008 y al gran hipercarnívoro *Livyatan melvillei* (Lambert et al., 2010).

La Formación Pisco es reconocida como uno de los yacimientos fosilíferos de origen marino más importantes del mundo (Esperante et al., 2015, 2008), extendiéndose por más de 300 kilómetros entre Ica y el norte de Arequipa. Los sedimentos de dicha formación geológica fueron depositados entre el Mioceno medio y el Plioceno, de 13 a 4 millones de años atrás (Devries, 1998). A lo largo de sus diversos afloramientos se han encontrado una gran cantidad de vertebrados e invertebrados marinos fósiles que incluyen: cetáceos (Lambert & Muizon, 2013), pinnípedos (Amson & Muizon, 2014; Muizon & Devries, 1985), tiburones (Ehret et al., 2012), aves marinas (Stucchi, 2002; Urbina & Stucchi, 2005), cocodrilos (Kraus, 1998), peces (Collareta et al., 2015), perezosos nadadores (Muizon et al., 2003, 2004a, 2004b) y moluscos (Devries, 1998). Debido a esta gran diversidad de animales y excepcional preservación, la Formación Pisco posee un gran potencial para poder entender la evolución y diversificación de los cachalotes, en especial los kógidios.

Uno de los sitios paleontológicos más importantes de la Formación Pisco se ubica en el área de Sacaco. En los niveles sedimentarios de esta área se han reconocido diversas especies de cachalotes, tales como *Acrophyseter deinodon*, *Scaphokogia cochlearis* y *Koristocetus pescei* Collareta, 2018. Restos craneales

de un cuarto kógido proveniente de la localidad de Montemar, evidencian que la diversificación alcanzada por estos animales fue mucho mayor a la actualmente conocida. El material, representado por un cráneo completo sin mandíbulas (MUSM 973), se reconoce como un kógido debido a la ausencia de huesos nasales y presencia de una cresta sagital.

El presente trabajo describe detalladamente la morfología craneal del nuevo kógido. El nuevo material fue analizado filogenéticamente para explorar sus relaciones de parentesco dentro de los Phyteteroidea. En este trabajo se analizan las hipótesis existentes acerca de la diversificación pasada de estos animales y se discute sus ecologías en base a la anatomía craneana y mandibular.

2 MARCO TEÓRICO

2.1 Historia Evolutiva de los Physeteroidea

2.1.1 Biología

Las tres especies actuales de cachalotes se han adaptado notablemente a ambientes bénticos y mesopelágicos en busca de presas como pota, calamares gigantes (Beasley et al., 2013; Clarke & Pascoe, 1997; Kawakami, 1980) y ocasionalmente peces (Clarke et al., 1993; Evans & Hindell, 2004). El cráneo de los cachalotes presenta dos características notables. La primera es el desarrollo de una telescopía craneal retrógrada muy derivada, caracterizada por el gran desarrollo de premaxilares y maxilares, que ocupan por completo la región dorsal del cráneo; pérdida uno o ambos huesos nasales; y, desplazamiento y compactación de los frontales, así como de otros elementos óseos cercanos (Churchill et al., 2018). Este proceso se origina debido a la migración posterior de las narinas, desde el extremo distal del rostro a la zona más dorsal del cráneo (Miller, 1923). La segunda característica es el desarrollo de una fuerte asimetría craneal alrededor del área de las narinas, con un mayor desarrollo de la narina izquierda (Mead, 1975). Ambas características fueron clave en la independización del medio terrestre los cetáceos primitivos y se encuentran ligadas a la respiración y la emisión/recepción de ondas sonoras bajo el agua (Churchill et al., 2016; Fahlke et al., 2011). Estas características se mantienen en los cetáceos modernos; sin embargo, se encuentran mucho más desarrolladas en los cachalotes debido a la presencia de un complejo nasal hipertrofiado. Este complejo nasal se conforma principalmente del órgano espermaceti, que se alberga en la cuenca supracraneal, cavidad en la región dorsal del cráneo (Norris & Harvey, 1972).

La función y composición del espermaceti en *Physeter* ha sido ampliamente estudiada durante más de 100 años, debido a su alto contenido de grasas (Figura 3). Este órgano se compone principalmente de lípidos líquidos de densidad variable, además de una porción de cera (Clarke, 1978b). La función del espermaceti podría estar ligada al control de la flotabilidad (Clarke, 1970, 1978a; Raven & Gregory, 1933), producción de sonido para aturdir a la presa (Norris & Harvey, 1972; Norris & Mohl, 1983) e incluso ser usado como ariete para embestir a otros machos (Cranford, 1999). Actualmente, se reconoce al espermaceti como un órgano mixto, teniendo como una de sus principales funciones la producción de sonidos o “clicks”, al igual que otros odontocetos, como parte de su sistema de ecolocalización (Gordon, 1987; Weilgart & Whitehead, 1988), junto a las funciones anteriormente mencionadas. Adicionalmente al espermaceti, existen otros tres órganos principales en el complejo nasal: el melón, la cubierta vocal y los “labios de mono” o labios fónicos (Thornton et al., 2015).

La emisión sonora se da al pasar aire desde la narina derecha hasta el extremo anterodorsal de la cabeza de *Physeter*, donde se encuentran los labios fónicos (Møhl et al., 2000; Thornton et al., 2015). La onda sonora producida es bastante débil y es contenida por la cubierta vocal, formada por tejido conjuntivo denso, reflejándose posteriormente hacia el espermaceti. En el Espermaceti la señal sonora es potenciada, pudiendo alterar sus propiedades acústicas, y rebota en el tejido conectivo que recubre la cresta occipital del animal (Madsen et al., 2002). Finalmente, la onda se transmite al melón donde es focalizada y emitida

(Figura 3). Debido a su capacidad para focalizar y potenciar las ondas sonoras, el complejo nasal de *Physeter* es capaz de producir biológicamente las ondas sonoras más potentes conocidas (Møhl et al., 2000). En el caso de *Kogia*, la posición y desarrollo de las estructuras es distinta; sin embargo, continúan cumpliendo la misma función (Thornton et al., 2015).

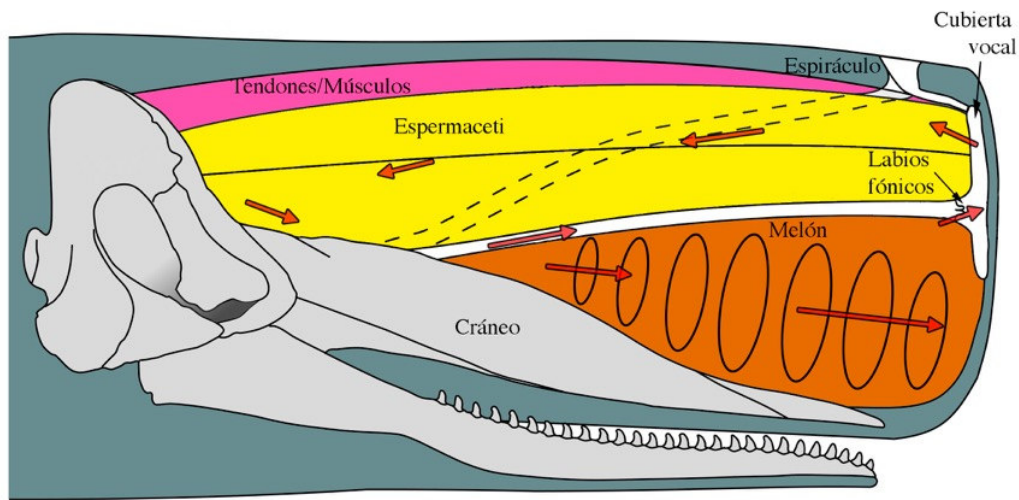


Figura 3. Diagrama general de la anatomía craneal de *Physeter macrocephalus*, en vista lateral derecha. Se muestran los dos órganos principales que ocupan dorsalmente la cuenca supracraneal: el espermaceti, encargado de la producción sonora y el melón, encargado de la direccionalidad sonora. Las flechas indican la dirección del flujo sonoro desde la narina derecha (cráneo) hacia los labios fónicos (fonación), el cambio de dirección del flujo en la cubierta vocal (rebote), la compresión y modulación sonora en el espermaceti (potenciación) y la focalización por el melón (emisión). La narina izquierda se comunica directamente con el espiráculo para la respiración (línea punteada). Modificado de Madsen et al. (2002).

Debido a que estos animales están especializados en la teutofagia han desarrollado una alimentación por succión altamente especializada, tanto para capturar como para ingerir a su presa (Werth, 2006). La mayoría de odontocetos

usa una succión en tres fases independientes, especialmente en el caso de las especies con rostro largo, como *Inia* (Werth, 2000, 2004). En el caso de *Physeter*, la succión se caracteriza por crear un espacio negativo vía expansión oral o faringeal para capturar, ingerir y transportar presas en un solo ciclo.

En el caso de *Kogia*, la condición conocida como amblygnathia está desarrollada al extremo, caracterizándose por un rostro y mandíbula cortos y redondeados (Figura 1,A) relacionándose con una forma de succión altamente especializada (Werth, 2006). Esta condición contrasta notoriamente con *Physeter*, debido a que presenta una mandíbula y rostro bastante largos, así como un gran número de dientes (Figura 3), por lo que la succión en ambos grupos de physeteroideos podría haber evolucionado independientemente (Johnston & Berta, 2011; Werth, 2006). La posición caudal de la lengua y su reducción en tamaño, así como la alta flexibilidad del hioides son suficientes para crear una alta presión gular negativa basada en la depresión y retracción de la lengua, suficientes como para succionar a la presa directamente a la orofaringe (Johnston & Berta, 2011; Werth, 2007). Esta succión especializada solo usa el tercio posterior de la boca, sin involucrar la sínfisis mandibular o los dientes. Por esta razón, ciertos individuos de *Physeter*, especialmente machos, con la mandíbula rota, deformada, putrefacta o sin dientes han podido sobrevivir sin mayores complicaciones (Clarke & Paliza, 1988; Slijper, 1962).

2.1.2 Sistemática

Los análisis moleculares colocan a los Physeteroidea como la rama de Odontoceti que diverge más tempranamente, reconociendo a los dos clados que sobreviven hasta la actualidad: Physeteridae y Kogiidae (McGowen et al., 2009).

En el pasado, los zifios o ballenas picudas Ziphiidae eran agrupadas junto a los physeteroideos debido a que algunos miembros de este grupo poseen también el órgano espermaceti, desarrollo paquiostizado del rostro e hipertrofia del proceso posterior del timpánico (Muizon, 1988). Sin embargo, estudios recientes han demostrado que el espermaceti de los zifios difiere estructuralmente de aquel de los cachalotes, siendo resultado de una convergencia evolutiva (Cranford et al., 2008). Los análisis morfológicos, así como los supermatriceales-integrativos sustentan esta idea, colocando a los Physeteroidea fuera de los Synrhina, grupo que incluye a todos aquellos odontocetos con ambas narinas funcionales y unidas por tejido blando (Geisler et al., 2011).

Los physeteroideos son fácilmente diferenciables del resto de odontocetos debido al desarrollo de la cuenca supracraneal, la hipertrofia del proceso posterior del timpánico y la fuerte asimetría de las narinas óseas (Figura 1, A). Otras sinapomorfías del grupo incluyen el desarrollo de un complejo lacrimojugal, la presencia de un gran osículo accesorio en el periótico, un involucrum bilobado en el timpánico, la pérdida de al menos un hueso nasal y la presencia de grandes raíces en los dientes mandibulares. Dentro de Physeteroidea, tres grupos principales han sido tradicionalmente reconocidos (Figura 4): Kogiidae, que incluye a todas las especies más emparentadas cercanamente con *Kogia* que con *Physeter*; Physeteridae, que incluye a todas las formas más cercanas a *Physeter* que a *Kogia*; y un grupo parafilético que incluye a formas basales y a los denominados “cachalotes macroraptoriales” (Lambert et al., 2016). Debido a la presencia de diversas características especializadas, los Kogiidae son el grupo con mayor soporte en la gran mayoría de análisis filogenéticos.

Como Pan-Physeteroidea se reconoce al grupo parafilético de cachalotes que diverge más tempranamente e incluye a formas muy primitivas como *Eudelphis mortezelensis* Du Bus, 1872 y al clado de los “cachalotes raptoriales”. Estos animales difieren del resto de physeteroideos debido al gran desarrollo de la fosa temporal, y la presencia de grandes dientes con esmalte en la mandíbula y el maxilar. Debido a que la mayoría de restos de estos animales estuvieron restringidos a dientes o fragmentos de cráneo y mandíbula (Hampe, 2006), fueron agrupados en la subfamilia Hoplocetinae, o en el género *Scaldicetus* Du Bus, 1867. Actualmente, ambos taxones son considerados polifiléticos. Dentro de Pan-Physeteroidea el clado formado por *Acrophyseter*, *Brygmophyseter* y *Zygophyseter* ha sido reconocido en la mayoría de filogenias modernas debido a que presentan la cuenca supracraneal expandida sobre la órbita derecha y el número de dientes mandibulares entre 12 y 14 (Boersma & Pyenson, 2015; Lambert et al., 2016; Vélez-Juarbe et al., 2015). A pesar que *Livyatan melvillei* también es considerado un “cachalote raptorial”, éste ha sido reconocido como grupo hermano de los modernos Physeteroidea en la mayoría de análisis (Boersma & Pyenson, 2015; Lambert et al., 2016; Vélez-Juarbe et al., 2015) o como grupo hermano de *Acrophyseter* (Collareta et al., 2017).

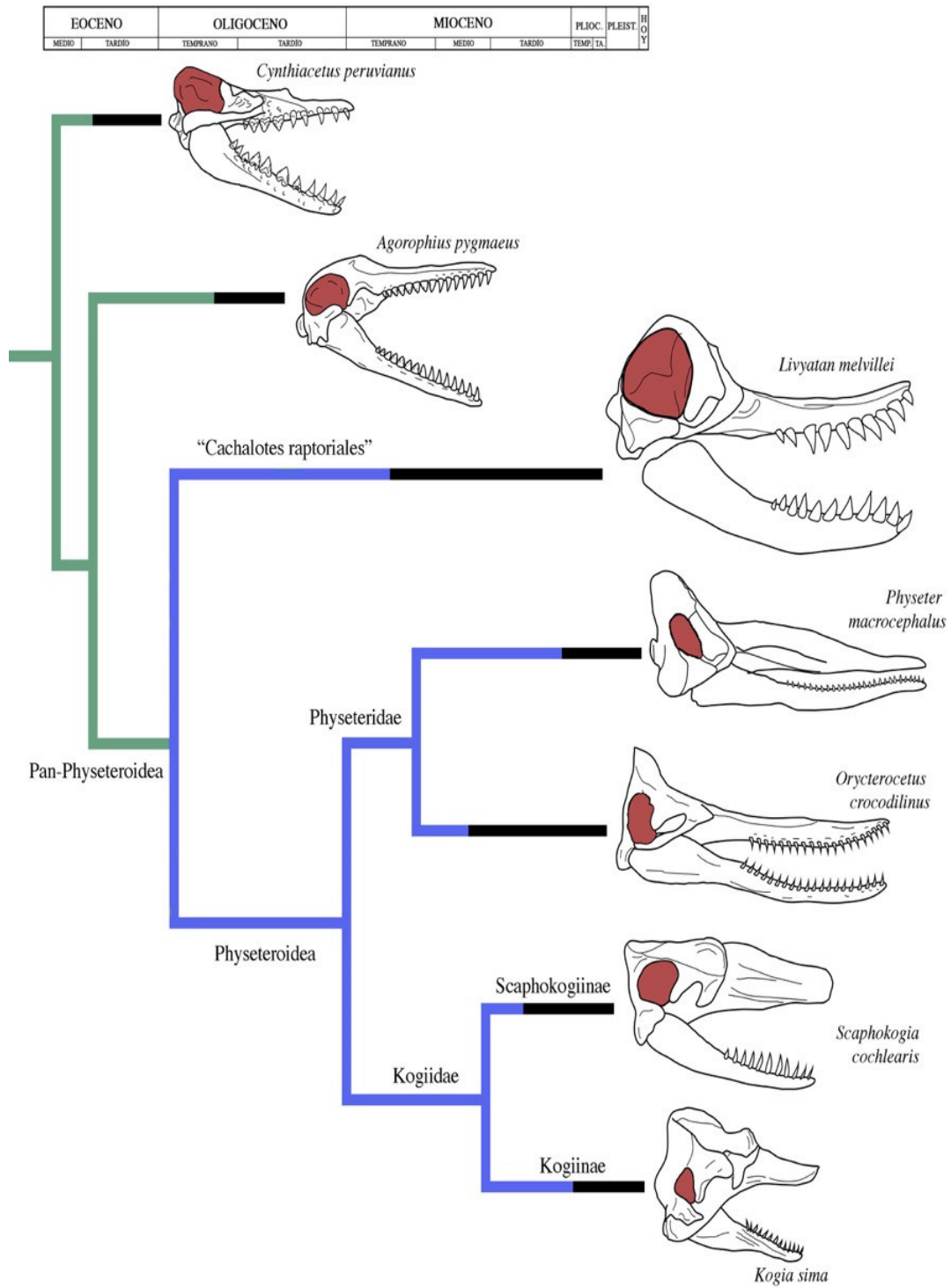


Figura 4. Filogenia resumen de los Physeteroidea. Se muestra la evolución de la forma del cráneo, pérdida de dientes y comparación del tamaño de la fosa temporal (en rojo) de cada clado. Filogenia basada en Lambert et al. (2016), los dibujos de los cráneos fueron hechos en base a fotografías de los holotipos.

El grupo corona (Crown group) Physeteroidea se encuentra poco soportado en las filogenias y agrupa a las familias Physeteridae o Kogiidae en base a dos caracteres: la reducción o ausencia del foramen premaxilar izquierdo y el largo de la fosa temporal aproximadamente de la misma longitud que la distancia entre el proceso preorbital del maxilar y la pared anterior de la fosa temporal. Los physetéridos, como *Physeter*, *Idiophyseter* o *Aulophyseter*, son agrupados en base a la posición posterior del foramen premaxilar derecho, la posición considerablemente baja del proceso preorbital y el ángulo formado por la sutura maxilar-frontal. *Idiorophus*, *Physeterula* y *Orycterocetus* es incluido dentro de los physeteridos en algunos análisis como un clado (Collareta et al., 2017; Lambert et al., 2016) o como una politomía fuera de Physeteridae (Boersma & Pyenson, 2015; Vélez-Juarbe et al., 2015).

2.1.3 Kogiidae

Los kógidos son un grupo altamente autapomórfico de physeteroideos. El aspecto externo de estos animales difiere con el resto de cetáceos debido a la forma de la cabeza, posición ventral de la boca y presencia de falsas agallas. Esta morfología externa hace que estos animales puedan confundirse con tiburones (Figura 2 A, B). El aspecto externo de la cabeza de estos animales se debe a la presencia de dos características propias del grupo: el desarrollo de una fuerte ambliognatía y la reducción de la cuenca supracraneal. La ambliognatía en los modernos kógidos se caracteriza por una mandíbula y rostro cortos, redondeados, acompañados de una reducción en el número de dientes mandibulares y reducción en la longitud de la sínfisis (Werth, 2006, 2007). Esta condición se encuentra ligada estrechamente a la habilidad de distintos cetáceos

para alimentarse por succión(Castellini & Mellish, 2015). A diferencia de otros physeteroideos, en los kógidos el espermaceti se encuentra reducido (Figura 5), ocupando únicamente la fosa premaxilar (Thornton et al., 2015; Vélez-Juarbe et al., 2015).

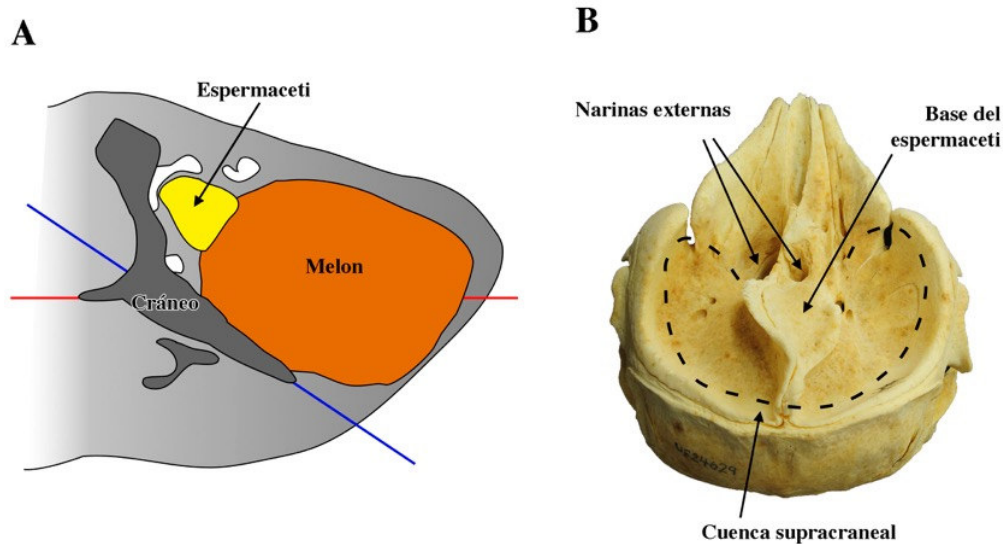


Figura 5. Diagrama de la cabeza de *Kogia*. Vista esquemática de un corte sagital de la cabeza (A) mostrando la proporción entre el melón y el espermaceti; la línea color rojo indica el eje corporal y la línea azul el eje del rostro, evidenciando la notoria desviación ventral del mismo. Vista de la región dorsal de la cabeza (B), mostrando la fosa premaxilar para la base del espermaceti y la cuenca supracraneal.

Según Lambert et al. (2016) y Collareta et al. (2017) los Kogiidae se definen en base a las siguientes sinapomorfías craneales: extremo anterior del rostro formado por los maxilares, premaxilares y el vómer; ancho bicigomático del cráneo es menor a 40 cm; premaxilar derecho no se ensancha posteriormente, a nivel de la cuenca supracraneal; ausencia de ambos nasales; presencia de una cresta sagital; el maxilar derecho llega al plano sagital del cráneo, en el límite posterior de la cresta occipital o el límite posterior de la cuenca supracraneal

(Figura 6); ausencia del contacto entre el lacrimojugal y el proceso cigomático del escamoso; y la notoria proyección ventral del proceso postorbital del frontal (Figura 7).

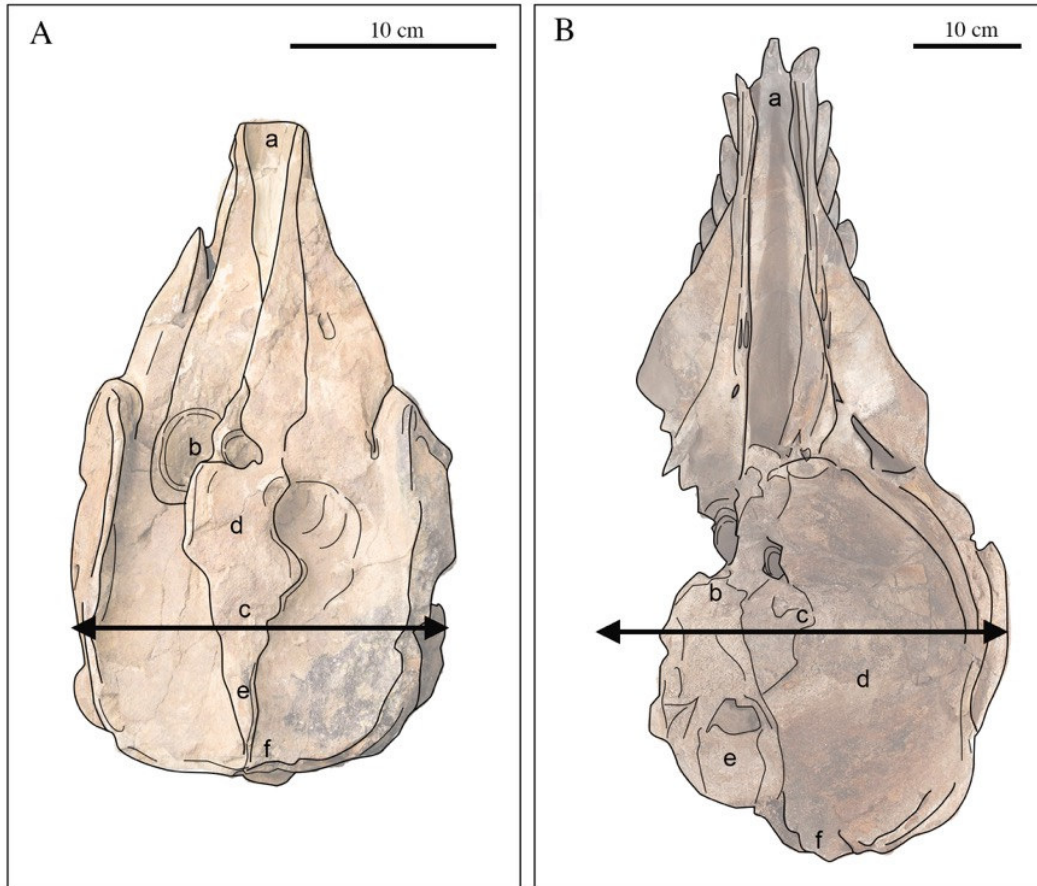


Figura 6. Sinapomorfías de Kogiidae en la región dorsal del cráneo de *Nanokogia isthmia* UF-28000 (A) según Lambert et al. (2016): extremo anterior del rostro formado por los maxilares, premaxilares y el vómer (a); ausencia de nasales (b); ancho bicigomático menor a 40cm (c); el premaxilar derecho no se ensancha posteriormente, a nivel de la cuenca supracraneal (d); presencia de una cresta sagital (e); maxilar derecho llegando al plano sagital del cráneo en el límite posterior de la cresta occipital o límite posterior de la cuenca supracraneal (f). Comparación con el physeteroideo raptorial *Acrophyseter deinodon* (B).

Se reconocen dos clados principales dentro de Kogiidae: Kogiinae y Scaphokogiinae. Los Kogiinae incluyen formas que han sufrido una segunda

reducción del espermaceti y éste se encuentra limitado a la fosa premaxilar del cráneo, en el lado derecho del mismo. Adicionalmente, estos animales presentan un rostro corto y puntiagudo, bastante aplanado (Lambert et al., 2016; Vélez-Juarbe et al., 2015). Los Scaphokogiinae están representados únicamente por *Scaphokogia cochlearis*, un animal altamente autapomórfico del Mioceno tardío de Sacaco. La fosa premaxilar o base del espermaceti en *S. cochlearis* es bastante grande y ocupa por completo la región dorsal del cráneo sin extenderse al rostro, coincidiendo con la extensión de la cuenca supracraneal (Figura 8). Esta gran extensión de la cuenca supracraneal evidencia que el espermaceti de estos animales solo sufrió una reducción (Vélez-Juarbe et al., 2015). El rostro de estos animales presenta un aspecto tubular y desarrollo de paquiostosis ventral en el extremo anterior (Figura 8, B). La región temporal del holotipo (MNHN PPI 229) se encontraba fragmentaria; sin embargo, es notable desarrollo de los músculos temporales.

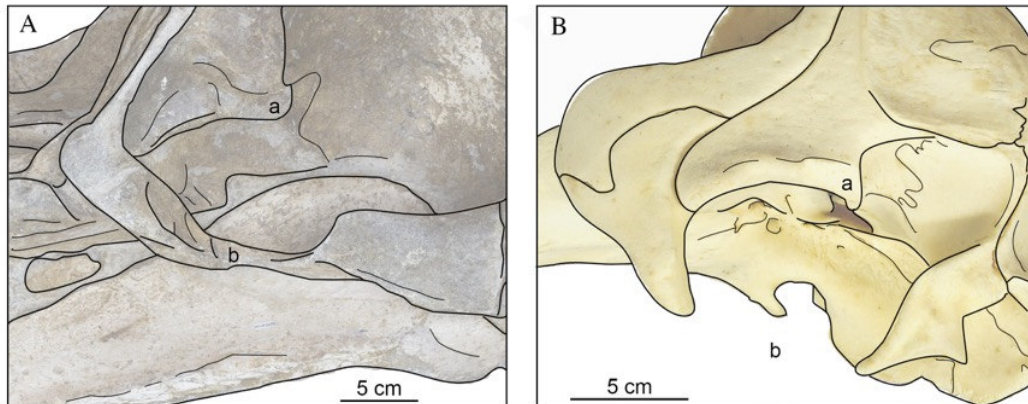


Figura 7. Sinapomorfías de Kogiidae en la región lateral izquierda del cráneo de *Kogia sima* (A) según Lambert et al. (2016): proceso postorbital del frontal notoriamente proyectado ventralmente (a); ausencia de contacto entre el lacrimojugal y el proceso cigomático del escamoso (b). Comparación con el physeteroideo raptorial *Acrophyseter robustus* (B).

El holotipo de *S. cochlearis* (MHN PPI 240) corresponde con un individuo juvenil o sub-adulto debido a que el surco mesorostral se encuentra abierto y la sutura entre los palatinos-lacrimales es bastante notoria, por lo que algunas condiciones propias de la condición adulta podrían no estar completamente desarrolladas. En niveles próximos al holotipo de *S. cochlearis* se encontró un periótico aislado (MHN PPI 240) de dimensiones mayores al del *Kogia* moderno, preliminarmente identificado como perteneciente a *S. cochlearis* (Muizon, 1988). Debido a que existen otros kógidos reportados en estos niveles y el material no se encontró asociado o articulado, es motivo de controversia.

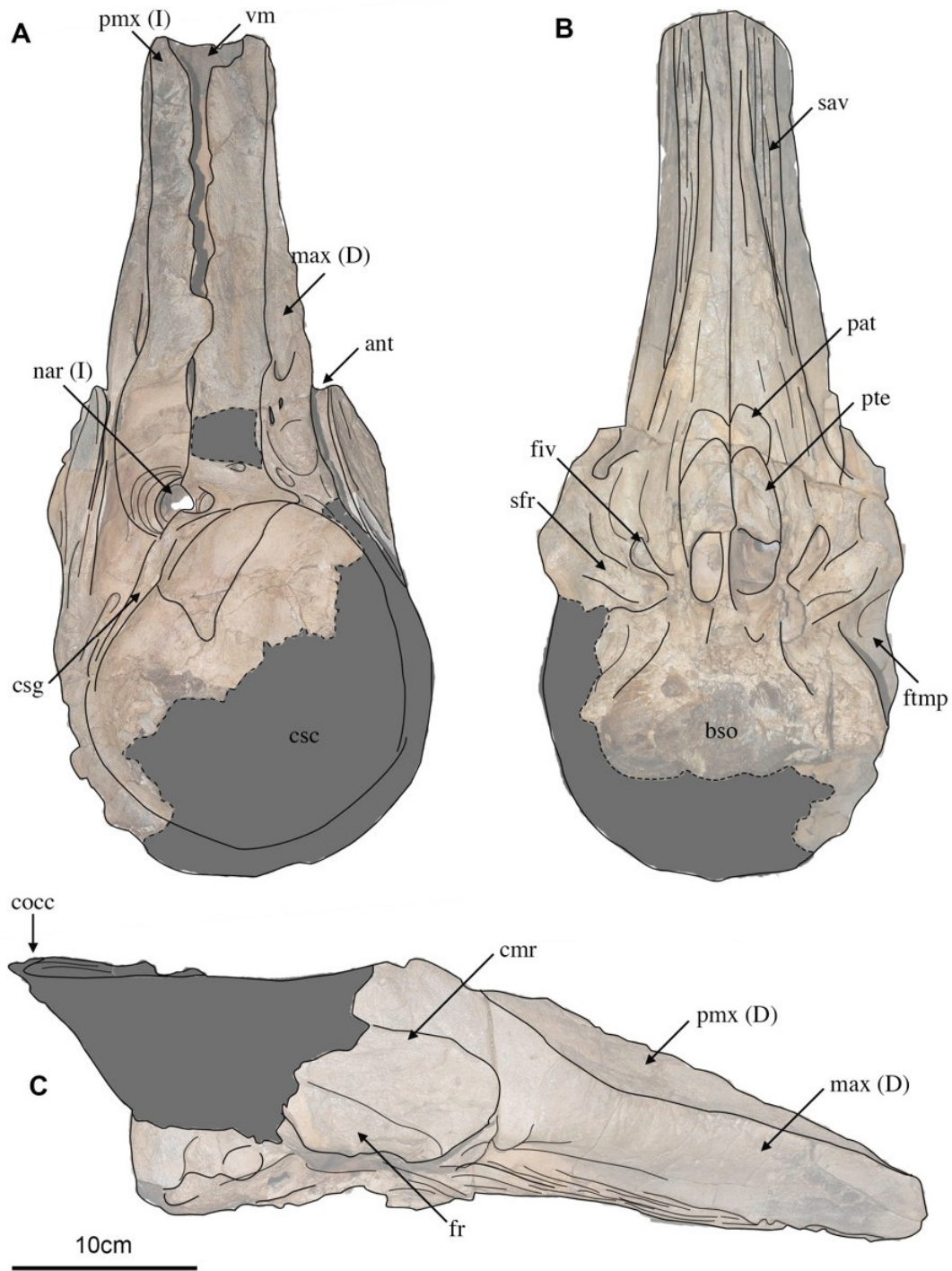


Figura 8. Vista esquemática del cráneo de *Scaphokogia cochlearis* en vista dorsal, ventral y lateral. Modificado de Muizon (1988). Abreviaciones: ant, surco antorbital; bso, basioccipital; cig, proceso cigomático del escamoso; cmr, cresta maxilar; cocc, cresta occipital; csc, cuenca supracraneal; csg, cresta sagittal; fiv, foramen infraorbital ventral; ftmp, fosa temporal; max, maxilar; pmx, premaxilar; sav, surco alveolar; sfr, surco frontal; vm, vómer. Listado completo de abreviaciones en sección 5.5

2.2 Contexto Geológico

Los sedimentos marinos expuestos en la Cuenca Pisco, corresponden a una serie de eventos depositados entre el Eoceno y el Plioceno superior (Marocco & Muizon, 1988; Muizon & Devries, 1985). La más reciente e importante de estas transgresiones sedimentarias sucedió entre el Mioceno medio y el Plioceno dando origen a la Formación Pisco (Figura 9). En algunas zonas la transgresión marina alcanzó entre 50-100 kilómetros tierra adentro, especialmente en la zona del centro-sur de Ica (Devries, 1988; Muizon & Devries, 1985). En el límite sur de la Cuenca Pisco se encuentra la zona de Sacaco, donde afloran niveles sedimentarios continuos a lo largo de cinco localidades principales: El Jahuay, Aguada de Lomas, Montemar, Sacaco sur y Sacaco. Dichas localidades dan nombre a cinco niveles fosilíferos de vertebrados: ELJ (Nivel El Jahuay), AGL (Nivel Aguada de Lomas), MTM (Nivel Montemar), SAS (Nivel Sacaco Sur) y SAO (Nivel Sacaco). Dichos niveles de vertebrados no son exclusivos de cada localidad y se encuentran aflorados en gran parte del área de Sacaco (Brand et al., 2011; Lambert & Muizon, 2013). Cada nivel ha sido datado (Figura 9, A) en base a isótopos de K-Ar (Muizon & Devries, 1985), $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ y zircones de U-Pb (Ehret et al., 2012). El material motivo de estudio proviene de la localidad de Montemar, nivel MTM (7.3-7.1 Ma.) a 3 km al sureste del puerto de Lomas (Figura 9, B).

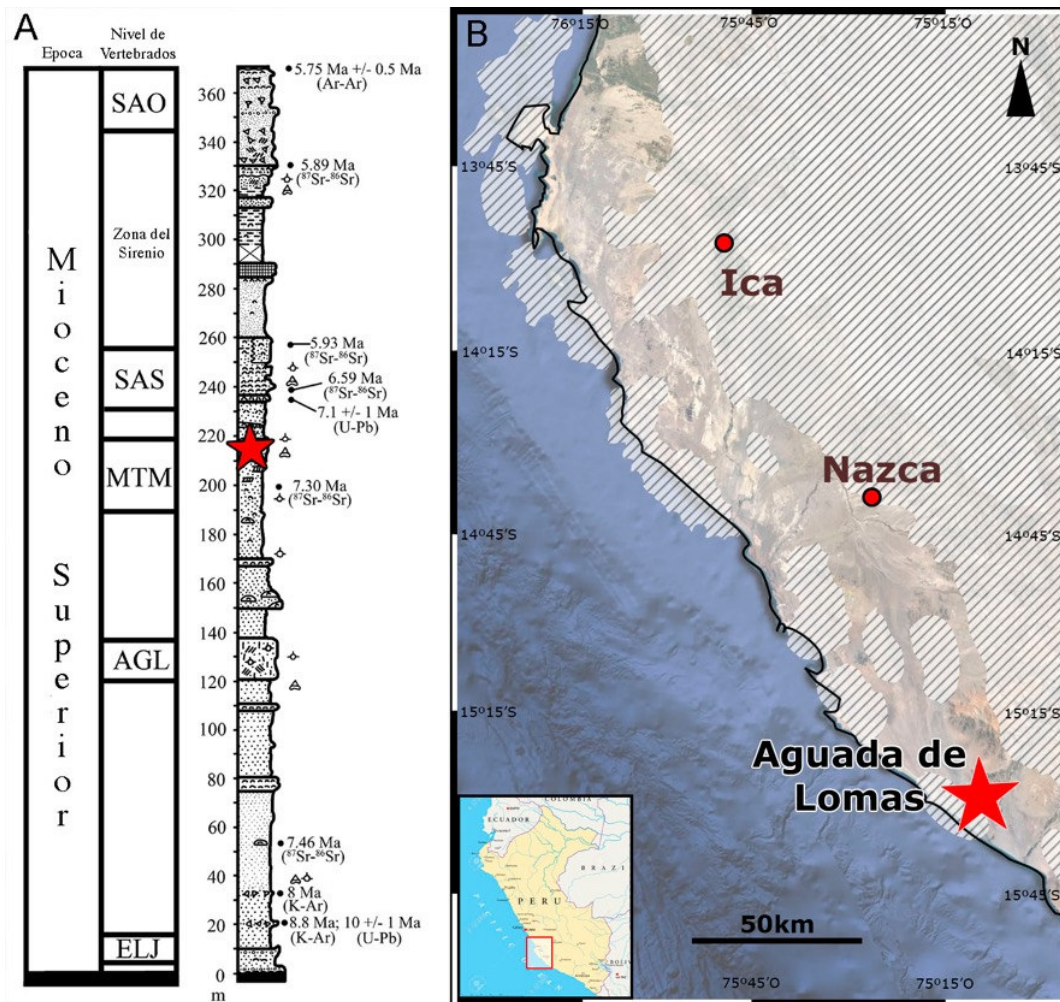


Figura 9. La transgresión marina del Mioceno tardío (Formación Pisco) en Ica y el norte de Arequipa. Columna estratigráfica (A) mostrando los niveles de vertebrados según Muizon & DeVries (19854), junto a las dataciones y posición en la columna. Mapa de la Cuenca Pisco mostrando la transgresión del Mioceno tardío durante la que se depositó la Formación Pisco (B): la línea negra marca el litoral actual y la región sombreada marca las masas de tierra firme durante la transgresión marina del Mioceno tardío. Modificado de Marocco & Muizon (1988).

Durante el Mioceno debido al ingreso del mar tierra adentro, la costa peruana estaba dominada por bahías, puntas, penínsulas y archipiélagos en un mar poco profundo (Figura 9, B). Este sistema de aguas poco profundas creaba una gran cantidad de ambientes protegidos, que se alternaban con otros agitados, donde la fauna marina podía alcanzar un gran desarrollo. En el caso del área de

Sacaco, el nivel MTM representa este tipo de ambiente, teniendo al este una gran zona de aguas poco profundas y bajo movimiento (Marocco & Muizon, 1988). Dicha condición de aguas someras se contrasta con niveles más antiguos, como AGL, que se encuentra dominado por ambientes tipo playa agitada, evidenciado en la gran cantidad de huesos disociados encontrados (Muizon & Devries, 1985).

2.3 La Comunidad de Vertebrados Fósiles de Sacaco

Durante los últimos 30 años se han descubierto y descrito diversas especies de vertebrados e invertebrados fósiles provenientes del área de Sacaco. Debido a que la secuencia estratigráfica en esta área es bastante completa, es posible seguir la variación morfológica de ciertos géneros a lo largo del tiempo como el caso del perezoso acuático *Thalassocnus* (Muizon et al., 2004b) o el tiburón blanco *Carcharodon* (Ehret et al., 2012; Muizon & Devries, 1985). La lista completa de taxones en Sacaco por niveles se presenta en el Anexo 1.

Los vertebrados fósiles más comunes son los tiburones, predominantemente de la familia Lamnidae, tales como el tiburón mako *Isurus hastalis*, *Carcharodon hubelli* o el tiburón blanco *C. carcharias*, incluyendo morfotipos identificados como transicionales (*Cosmopolitodus*). Otras especies de tiburones incluyen al gigantesco tiburón *Otodus megalodon*, al tiburón toro arenero *Carcharias taurus* y pequeños *Carcharhinus* emparentados al tiburón cobrizo (Ehret et al., 2012; Shimada et al., 2017). Adicionalmente, la ictiofauna de Sacaco incluye a rayas como *Myliobatis* o peces de las familias Scombridae, Ariidae, Xiphiidae y Clupeidae (Muizon & Devries, 1985).

Las aves conforman el segundo grupo más numeroso de animales incluyendo al gigantesco *Pelagornis*, un ave marina de más de 6 metros de envergadura que ostentaba falsos dientes o proyecciones óseas de la mandíbula y maxilar (Chávez et al., 2007). El clado Spheniscidae se encuentra ampliamente estudiado, reconociéndose a *Spheniscus megaramphus* y a *S. urbinai*, especies de tamaño grande en comparación con el pequeño *S. humboldti* actual. Las diferencias entre las especies fósiles se encuentran en la robustez de la bóveda craneana y la proporción del pico en relación al cráneo (Stucchi, 2007). El segundo grupo de aves son los Sulidae, que incluyen a los alcatraces como *Morus peruvianus* y al menos a cinco especies de piqueros compartidas entre los géneros *Ramphastosula* y *Sula* (Stucchi, 2003; Stucchi & Urbina, 2004; Stucchi et al., 2015). Otro hallazgo notable es la presencia del cóndor (Vulturidae) más antiguo de Sudamérica, *Perugyps diazi* (Stucchi, 2013; Stucchi & Emslie, 2005).

Los mamíferos marinos son el grupo de vertebrados fósiles con más especies descritas procedentes del área de Sacaco (Figura 10). Se han descrito hasta la actualidad tres especies de focas Phocidae: *Acrophoca longirostris*, *Piscophoca pacifica* y *Hadrokirus carlomartini* (Amson & Muizon, 2014; Muizon & Devries, 1985). Esta diversidad de focas se mantuvo hasta el Plioceno, cuando fue reemplazada por los modernos lobos marinos (Valenzuela-Toro et al., 2013). Otro grupo de mamíferos marinos son los perezosos nadadores del género *Thalassocnus*: *T. antiquus*, *T. littoralis* y *T. natans*. Es posible seguir la variación de ciertas características desarrolladas por estos animales desde las capas más

antiguas de Sacaco hasta las más modernas, tales como el desarrollo de las extremidades a manera de remo o la forma de la mandíbula (Muizon et al., 2004a).

Los misticetos son los animales más comunes en Sacaco. En su mayoría se encuentran representados por rorcuales de tamaño pequeño a medio (3-12 metros) del grupo de los Cetotheriidae. A diferencia de los rorcuales modernos, los cetotéridos eran animales con un rostro alargado, barbas poco desarrolladas, y sin una gran capacidad oral. La morfología craneal de los cetotéridos sugiere una estrategia alimenticia de succión béntica similar a la ballena gris *Eschrichtus robustus*. Hasta la fecha solo se han descrito dos especies de cetotéridos provenientes del área de Sacaco: *Piscobalaena nana* y *Miocaperea pulchra* (Bisconti, 2012; Bouetel & Muizon, 2006). Adicionalmente, se han reportado al menos otros dos cetotéridos sin describir (Pilleri & Siber, 1989a). Entre los Balaenopteridae se encuentra *Balaenoptera siberi*, una ballena emparentada con las actuales ballenas de Minke y azules (Pilleri, 1989) otro balenoptérido es *Incakujira anillodefuego*, de tamaño similar (Marx & Kohno, 2016). Adicionalmente se han reportado restos de balenoptéridos de gran tamaño que se encuentran aún en campo (Muizon & Devries, 1985).

La comunidad de odontocetos de Sacaco contrasta notoriamente con los encontrados en la actualidad en los ambientes costeros del Perú. En la actualidad el 70% de la fauna de odontocetos marinos la conforman los delfines Delphinidae (Reyes, 2009). Contrastando con la comunidad actual, durante el Mioceno tardío solo se conocen a *Hemisyntrachelus oligodon* y otros dos

calderones Globicephalinae sin determinar provenientes del área (Muizon & Devries, 1985; Post & Bosselaers, 2005). Entre los Pontoporiidae se encuentran representados por *Pliopontos littoralis* y *Brachydelphis jahuayensis* (Lambert & Muizon, 2013; Muizon, 1983); los Phocoenidae por *Piscolithax longirostris* y *P. aenigmaticus* (Pilleri & Siber, 1989b). La única ballena picuda Ziphiidae es *Ninoziphius platyrostris*, a diferencia de lo que ocurre en el desierto de Ocucaje, Ica donde se conocen muchas más especies (Bianucci et al., 2016; Lambert et al., 2013). Esto podría deberse al tipo de ambiente, debido a que durante el Mioceno los zifios todavía conservan características ancestrales como la presencia de dientes funcionales, ligados a ambientes costeros (Lambert et al., 2013). Un caso muy particular es el del “delfín cabeza morsa” *Odobenocetops*, que exhibe una cabeza muy similar a la de los Odobenidae y un largo colmillo derecho en el caso de los machos (Muizon, 1993; Muizon & Domning, 2002). En el caso de los physeteroideos, se han descrito hasta el momento a *Acrophyseter deinodon*, *Koristocetus pescei*, *Scaphokogia cochlearis* y se han reportado restos de un Physeteridae aún sin determinar (Collareta et al., 2017; Lambert et al., 2008; Muizon, 1988; Muizon & Devries, 1985).



Figura 10. Reconstrucción del ambiente de Sacaco durante el Mioceno tardío.
Créditos: Daniel Peña

3 HIPÓTESIS

Se postula que el ejemplar MUSM 973 es miembro de la familia Kogiidae por la presencia de sinapomorfías específicas al grupo; además, la combinación de caracteres presentes en el espécimen, así como de ciertas autapomorfías no conocidas en ningún otro taxón descrito, sugieren que representa una especie nueva para la ciencia.

4 OBJETIVOS

4.1 Objetivo General

- Describir la morfología y analizar la posición filogenética de MUSM 973, representado por un cráneo casi completo de un cetáceo odontoceto de la localidad de Aguada de Lomas, nivel Montemar, Arequipa (Formación Pisco).

4.2 Objetivos Específicos

- Identificar las características morfológicas comparables del cráneo del nuevo taxón, así como de otras especies de Kogiidae.
- Describir un nuevo taxón de la familia Kogiidae proveniente de la localidad de Aguada de Lomas, nivel Montemar, Arequipa (Formación Pisco).
- Realizar un análisis filogenético del nuevo taxón, junto a otras especies de la familia Kogiidae en base a características craneales codificables.

5 MATERIALES Y MÉTODOS

El espécimen motivo de estudio fue hallado y colectado en el año 1994 por Mario Urbina en la localidad de Montemar, nivel MTM (Muizon & Devries, 1985) del área de Sacaco en Arequipa, Perú. Los restos craneales hallados corresponden a un cráneo completo aislado con el timpánico izquierdo articulado, sin perióticos ni mandíbula.

El material motivo de estudio se encuentra depositado en la colección del Departamento de Paleontología de Vertebrados del Museo de Historia Natural – UNMSM (Lima, Perú) con el código MUSM 973. Adicionalmente, se empleó a *Scaphokogia cochlearis* MUSM 1998 para la comparación y discusión de caracteres usados en el análisis filogenético. Otras comparaciones se efectuaron por observación directa y a través de fotografías de especímenes almacenados en colecciones científicas referidas en la sección 5.1.

5.1 Abreviaciones institucionales

MUSM: Departamento de Paleontología de Vertebrados, Museo de Historia Natural UNMSM, Lima, Perú

STRI: Centro de Paleoecología y Arqueología Tropical, Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Panamá, Panamá.

MNHN: Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, Francia.

LACM: Natural History Museum of Los Angeles, California, E.U.A.

UF: Florida Museum of Natural History, University of Florida, Florida, E.U.A.

USNM: Smithsonian Institution National Museum of Natural History, Washington, E.U.A.

IRSNB: Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Bruselas, Bélgica.

IGF: Museo di Paleontologia of the University of Florence, Florencia, Italia.

UCMP: University of California Museum of Paleontology, California, E.U.A.

5.2 Análisis filogenético

El análisis filogenético se basó en una versión modificada la matriz de Lambert et al. (2016). Dicha matriz incluye a diversos cachalotes entre actuales y fósiles, así como a formas primitivas del Eoceno como los Basilosauridae *Zygorhiza kochii* y *Cynthiacetus peruvianus*, además del odontoceto basal *Agorophius pygmaeus*. Los análisis filogenéticos previos toman a estos tres últimos taxones como grupo externo, debido a que evalúan las relaciones entre Physeteridae basales y los demás cachalotes. Debido a que el objetivo del presente análisis se enfoca en posicionar filogenéticamente una nueva especie de cachalote enano, el grupo interno se restringe a la familia Kogiidae incluyendo en el grupo externo al resto de Physeteroidea y las formas basales. Sin embargo, a fin de analizar las relaciones evolutivas de ciertas características exclusivas de los cachalotes se discuten las relaciones con el resto de Physeteroidea en la Sección 7.1.

La edición de la matriz filogenética se realizó usando Mesquite 3.0 (Maddison & Maddison, 2015). Los datos de la matriz fueron tomados como categóricos estándar, por ser caracteres morfológicos. Se usó la matriz filogenética de Lambert et al. (2016) como base, incluyendo a MUSM 973 y al kógido sin describir MUSM 3405 (Collareta et al., 2017). Se retiró el carácter 8 de la matriz de Lambert et al. (2016) por ser considerado merístico, los caracteres 29 y 30 se

modificaron según Collareta et al. (2017) y se incluyó el carácter 42 (carácter 53 en la presente matriz) de Boersma & Pyenson (2015). Se incluyeron dos nuevos caracteres (55 y 56), codificados en base a las descripciones originales, fotografías y observación directa de los taxones. Los caracteres no codificables o no aplicables fueron tomados como interrogantes (?). Los taxones *Thalassocetus antwerpiensis* y *Albicetus oxymicterus* fueron retirados de la matriz debido a que más del 60% de los caracteres no son codificables. La matriz filogenética empleada se compuso de 29 taxones entre fósiles y actuales, con 56 caracteres. La matriz filogenética se encuentra en el Anexo 2 en formato de tabla. La descripción de cada carácter empleado, así como de sus estados se encuentra en el Anexo 3.

Se llevaron a cabo dos análisis filogenéticos en PAUP 4.02 (Swofford, 2000) a fin de evaluar el desempeño de los taxones, así como la consistencia de los nodos al momento de emplear diversas metodologías filogenéticas. Los caracteres que poseían más de un estado (1/2, 0/1/2) fueron tomados como inciertos en PAUP durante el análisis. La metodología para la optimización de caracteres fue hecha mediante el algoritmo de transformación acelerada (ACCTRAN).

El primer análisis filogenético de parsimonia se realizó usando el algoritmo de búsqueda heurística, considerando todos los caracteres como no ordenados. La adición de ramas se realizó paso a paso (*stepwise-addition*) y el algoritmo de permutación de ramas se basó en el corte con enraizamiento (TBR). El segundo análisis también uso el algoritmo de búsqueda heurística considerando todos los

caracteres como no ordenados, pero usando el método de Goloboff (1993), para estimar los pesos implicados de los caracteres en base a su homoplasia, con el valor de constante por defecto $k=2$, $k=3$, $k=5$, $k=10$ y $k=15$. Debido a que no hubo diferencia en la topología del árbol, se optó por el valor por defecto $k=2$. El soporte estadístico de ambos árboles consenso se obtuvo realizando un *bootstrap* para 1000 replicas en cada caso mediante el algoritmo de búsqueda heurística.

El uso de pesos implicados ha sido propuesto anteriormente para physeteroideos (Lambert et al., 2016) y otros grupos de cetáceos fósiles como Delphinida (Post & Bosselaers, 2005), debido a la alta homoplasia observada. Sin embargo, uno de los ejemplos más notorios es la brecha existente entre arqueocetos del Eoceno tardío y los odontocetos del Oligoceno tardío, debido a la ausencia de fósiles del Oligoceno temprano (Boessenecker et al., 2017). Adicionalmente, los análisis filogenéticos integrativos y de súper matrices apoyan el uso de esta metodología (Geisler et al., 2011), debido a que el registro fósil de cetáceos contrasta mucho entre pisos estratigráficos, siendo en algunos muy extenso y en otros muy restringido. Esta alternancia entre momentos geológicos crea un sesgo en los análisis filogenéticos pudiendo malinterpretarse caracteres como homoplasia, convergencia o incluso presencia de linajes fantasma (Goloboff, 1993, 2014).

Se realizó un tercer análisis filogenético interpretando los caracteres 11 y 30 como ordenados siguiendo a Lambert et al. (2010). Este análisis fue descartado debido a que era incongruente con los resultados de las filogenias anteriores,

producía una gran cantidad de politomías y carecía de soporte estadístico significativo.

5.3 Estimación del tamaño corporal

La estimación del tamaño corporal se realizó en base a la ecuación alométrica de Pyenson & Sponberg (2011). Dicha estimación se basa en una regresión simple tomando como punto de referencia las siguientes medidas craneales:

LT= Longitud total

ACO= Ancho máximo a través de los cóndilos occipitales

BIZYG= Ancho máximo a través del proceso cigomático de los escamosos

EXOCC = Ancho a través de los procesos exoccipitales

ARB= Ancho del rostro en la base

CBL= Longitud condilobasal

Ecuación en base a los mínimos cuadrados parciales

$$\log(LT) = 0.22 * \log(ACO) + 0.19 * \log(BIZYG) + 0.18 * \log(EXOCC) + 0.16 * \log(ARB) + 0.18 * \log(CBL) + 1.19$$

$$\log(LT) = 0.22 * \log(8.1) + 0.19 * \log(24.1) + 0.18 * \log(15.6) + 0.16 * \log(14.3) + 0.18 * \log(40.5) + 1.19$$

$$LT = 219.48 \text{ cm}$$

Ecuación en base al ancho máximo a través del proceso cigomático de los escamosos:

$$\log(LT) = 0.92 * (\log(BIZYG) - 1.68) + 2.64$$

$$\log(LT) = 0.92 * (\log(24.1) - 1.68) + 2.64$$

$$LT = 232.19 \text{ cm}$$

5.4 Terminología anatómica

La descripción morfológica del individuo se realizó siguiendo los trabajos de Perrin (1975) y la interpretación nomenclatural de Mead & Fordyce (2009), con modificaciones para Kogiidae según Velez-Juarbe et al. (2015). Para la descripción del complejo timpánico se siguió a Kasuya (1973). La terminología muscular se basó en Turnbull (1970) y las referencias a tejidos blandos de kógidios siguieron a Schulte (1917) y Schulte y Smith (1918).

Las distancias entre elementos craneales fueron tomadas siguiendo a Perrin (1975), con modificaciones para ciertas longitudes según Mead y Fordyce (2009). Las medidas se expresan en milímetros (mm) y se tomaron usando calibradores analógicos con un error de 0.02mm. La lista de mediciones anatómicas tomadas se encuentra en el Anexo 3.

5.5 Abreviaturas morfológicas

1. ant surco antorbital
2. bso basioccipital
3. cbo cuenca basioccipital
4. cco cóndilo occipital
5. cig proceso cigomático del escamoso
6. cmr cresta maxilar
7. cmsr canal mesorostral
8. cocc cresta occipital
9. csc cuenca supracraneal
10. csg cresta sagital

- 11. ctmp cavidad timpánica
- 12. ctp cresta temporal
- 13. esc escamoso
- 14. estl estría lateral
- 15. fiv foramen infraorbital ventral
- 16. fmag foramen magnum
- 17. fop foramen óptico
- 18. fr frontal
- 19. fsp fosa del seno pterigoideo
- 20. ftmp fosa temporal
- 21. inv involucrum
- 22. lcg complejo lacrimojugal
- 23. ldpt lámina dorsal del pterigides
- 24. le labio exterior
- 25. lmp lámina media del pterigoides
- 26. max maxilar
- 27. mip muesca interprominental
- 28. mppt muesca para el proceso posterior del timpánico
- 29. nar narina
- 30. ot órbita
- 31. pat palatinos
- 32. pef preesfenoides
- 33. plcs pared lateral de la cuenca supracraneal
- 34. plt placa timpánica
- 35. pmx premaxilar

- 36. post proceso postorbital
- 37. ppcs pared posterior de la cuenca supracraneal
- 38. ppe prominencia posterior externa
- 39. ppg proceso postglenoideo
- 40. ppi prominencia posterior interna
- 41. ppt proceso posterior del timpánico
- 42. pre proceso preorbital
- 43. psg proceso sigmoideo
- 44. pso proceso supraorbital
- 45. pte pterigoides
- 46. sav surco alveolar
- 47. sfr surco frontal
- 48. smr surco mesorostral
- 49. vm vómer

6 RESULTADOS

6.1 Análisis Filogenético

En el primer análisis filogenético se obtuvieron 3402 árboles con una longitud de 150 pasos. El consenso estricto calculado de estos árboles obtuvo como soporte estadístico un índice de consistencia (CI) de 0.527 y un índice de retención (RI) de 0.756 (Figura 11). Se encontraron 4 nodos sin resolver.

El clado total (Serenó, 1999) “*panstem*” (Joyce-Walter, 2004), o Pan-Physeteroidea *sensu* Velez-Juarbe et al. (2015), incluye a todo el grupo corona de physeteroideos modernos, así como a sus formas basales incluyendo a *Eudelphis mortezelensis*. Este grupo se reconoce en base a 9 sinapomorfias: presencia de una cuenca supracraneal (carácter 3, estado 1); extensión posterior del premaxilar derecho, sobrepasando al izquierdo (carácter 11, estado 1); premaxilar derecho muy extendido sobre el premaxilar izquierdo (carácter 12, estado 1); incremento del foramen premaxilar derecho (carácter 15, estado 1); nivel del foramen del premaxilar derecho al nivel de la muesca antorbital o posterior (carácter 16, estado 1); fuerte asimetría de las narinas óseas (carácter 17, estado 1); ausencia de un hueso nasal (carácter 18, estado 1); proceso cigomático en vista lateral triangular, con el margen dorsal arqueado dorsalmente sobre su región posterior (carácter 26, estado 1); y, proceso cigomático del escamoso de forma triangular (carácter 26, estado 1). El siguiente nodo incluye una gran politomía formada por un gran número de physeteroideos, el clado corona Physeteridae y el género *Acrophyseter*. Este clado se encuentra pobremente soportado en base a solo dos caracteres: número y tamaño de los forámenes infraorbitales presentes en el área de la muesca anterior derecha y

posteriores a ésta, dos grandes forámenes (carácter 10, estado 2); y, proceso postglenoideo del escamoso, de longitud similar al proceso post-timpánico (carácter 27, estado 1).

El género *Acrophyseter* se reconoce en base a: muesca antorbital, presente y convertida en un surco estrecho (carácter 8, estado 2); presencia de ambos nasales (carácter 18, estado 0); compresión del frontal, debido a la extensión ventral del maxilar, frontal comprimido anterodorsalmente, evidenciado en el ángulo mayor a 35° entre la sutura frontomaxilar y el eje del cráneo (carácter 24, estado 2); y, curvatura de la mandíbula en vista dorsal, presente y conspicuo (carácter 49, estado 1). Las relaciones a nivel de las tres especies: *A. robustus*, *A. deinodon* y *Acrophyseter* sp. se encuentran sin resolver. El clado *Physeteroidea* corona que incluye a los Kogiidae y al clado de *Physeter*, *Aulophyseter* e *Idiophyseter* se reconoció en base a: exposición dorsal de los maxilares en el rostro, expuestos más de la mitad del largo del rostro, más anchos que los premaxilares (carácter 4, estado 2); ausencia de dientes en el premaxilar (carácter 7, estado 1); nivel del foramen premaxilar derecho, al mismo nivel o posterior a la muesca antorbital (carácter 16, estado 2); nivel dorsoventral del proceso preorbital del frontal, considerablemente bajo (carácter 23, estado 2); contacto entre el jugal y el proceso cigomático del escamoso, proporcionalmente corto, contacto redondeado (carácter 44, estado 1); eje longitudinal del cráneo, proyectado ventralmente (carácter 54, estado 1).

Los Kogiidae se reconocen en base a 14 caracteres: maxilar, premaxilar y vómer alcanzan el extremo distal del rostro, extremo del rostro formado por

premaxilares, maxilares y vómer (carácter 2, estado 1); número y tamaño de los forámenes infraorbitales presentes en el área de la muesca anterior derecha y posteriores a ésta, al menos 3-4 forámenes de tamaño pequeño a medio (carácter 10, estado 0); presencia de una cresta sagital (carácter 13, estado 1); ausencia de ambos nasales (carácter 18, estado 2); protección larga del lacrimojugal entre el frontal y el maxilar (carácter 22, estado 1); fosa temporal, anteroposteriormente más larga que la distancia entre el proceso preorbital del maxilar y la pared anterior de la fosa temporal (carácter 25, estado 0); muesca ancha posterior al proceso postglenoideo del escamoso para el elongado proceso posterior del timpánico, presente pero solo desarrollada parcialmente con la concavidad paraoccipital moderadamente excavada (carácter 28, estado 1); extensión posterior del proceso posterior del periótico paralelo al plano general del hueso y no orientado ventralmente (carácter 32, estado 1); doce a catorce dientes mandibulares (carácter 37, estado 1); margen lateral del proceso supraorbital del maxilar creando una pared subvertical, considerablemente engrosada dorsoventralmente (carácter 41, estado 1); proceso postorbital del frontal muy extendido ventralmente con una correspondiente baja posición del proceso cigomático del escamoso (carácter 42, estado 1); contacto entre el jugal y el proceso cigomático del escamoso ausente (carácter 44, estado 2); proceso dorsal del timpánico, dorsalmente corto (carácter 47, estado 2); y, ángulo sinfiseal de la mandíbula mayor a 55°, fuerte convergencia de los dentarios en el tercio posterior de la mandíbula (carácter 50, estado 2). El primer kógido en divergir es *Aprixokogia kellogi*. El siguiente nodo incluye a dos grandes clados Kogiinae y Scaphokogiinae *sensu* Muizon (1988). Este nodo se soporta en base a tres características: muesca antorbital, presente y convertida en un surco

estrecho (carácter 8, estado 2); extremo posterior del premaxilar derecho lateralmente ensanchado, ocupando al menos un tercio del ancho de la cuenca supracraneal (carácter 12, estado 0); nivel del foramen premaxilar derecho ligeramente anterior a la muesca antorbital (carácter 16, estado 1).

El clado que incluye a *Kogia*, *Nanokogia*, *Praekogia* y a *Koristocetus* se reconoce como Kogiinae y se sustenta en base a 4 caracteres: rostro corto (carácter 1, estado 2); posición de la muesca antorbital, dentro de la cuenca supracraneal (carácter 9, estado 1); muesca ancha posterior al proceso postglenoideo del escamoso para el elongado proceso posterior del timpánico, presente y bien desarrollada, cavidad paraoccipital transformada en un ancho y profundo surco (carácter 28, estado 2); escudo occipital plano y fuertemente desviado respecto al eje del cráneo (carácter 29, estado 1). El primer Kogiinae en divergir es *Koristoceus pescei*. El siguiente nodo incluye una politomía formada por *Kogia pusilla*, *Nanokogia isthmia*, *Praekogia cedrosensis* y el clado *Kogia sima*+ *Kogia bevriceps*. Este nodo se reconoce en base a: reducción de alveolos de los dientes superiores o surco alveolar presente (carácter 6, estado 1); proceso postglenoideo del escamoso más largo ventralmente que el proceso post-timpánico (carácter 27, estado 0); y, altura de la fosa temporal muy por debajo del punto más alto del cráneo, no alcanzando ni la mitad del alto (carácter 43, estado 1). Los modernos *Kogia sima* y *K. bevriceps* solo se soportan en un carácter: frontal comprimido anterolateralmente, ángulo entre la sutura frontomaxilar y el eje del cráneo mayor a 35° (carácter 24, estado 2).

El clado *Scaphokogiinae sensu* Muizon (1988) incluye a MUSM 3405, *Scaphokogia cochlearis* y MUSM 973 (Figura 11) y se soporta en: exposición dorsal de los maxilares en el rostro limitada a ser más angostos que los premaxilares (carácter 4, estado 1); presencia de una constricción de los premaxilares anterior a la muesca antorbital, sutura entre maxilar y premaxilar claramente dirigida anterolateralmente (carácter 5, estado 1); presencia de un canal mesorostral hipertrofiado (carácter 56, estado 1). MUSM 3405 se reconoce en base a: presencia de una muesca antorbital (carácter 8, estado 1); proceso postorbital del frontal extendido moderadamente posteroventralmente (carácter 42, estado 0).

MUSM 973 es reconocido como taxón hermano de *Scaphokogia cochlearis* en base a: presencia de un surco alveolar, alveolos superiores reducidos (carácter 6, estado 1); altura de la fosa temporal, muy por debajo del punto más alto del cráneo no alcanzando ni la mitad de este (carácter 43, estado 1); surco mesorostral parcialmente abierto (carácter 53, estado 1); y, desarrollo tubular del rostro (carácter 55, estado 1). *S. cochlearis* se reconoce como especie debido a: nivel del foramen premaxilar derecho al mismo nivel o posterior a la muesca antorbital (carácter 16, estado 2). MUSM 973 se diferencia de *S. cochlearis* debido a: presencia de un rostro corto (carácter 1, estado 2); protección corta del lacrimojugal entre el frontal y el maxilar (carácter 22, estado 0); muesca ancha posterior al proceso postglenoideo del escamoso para el elongado proceso posterior del timpánico ausente (carácter 28, estado 0).

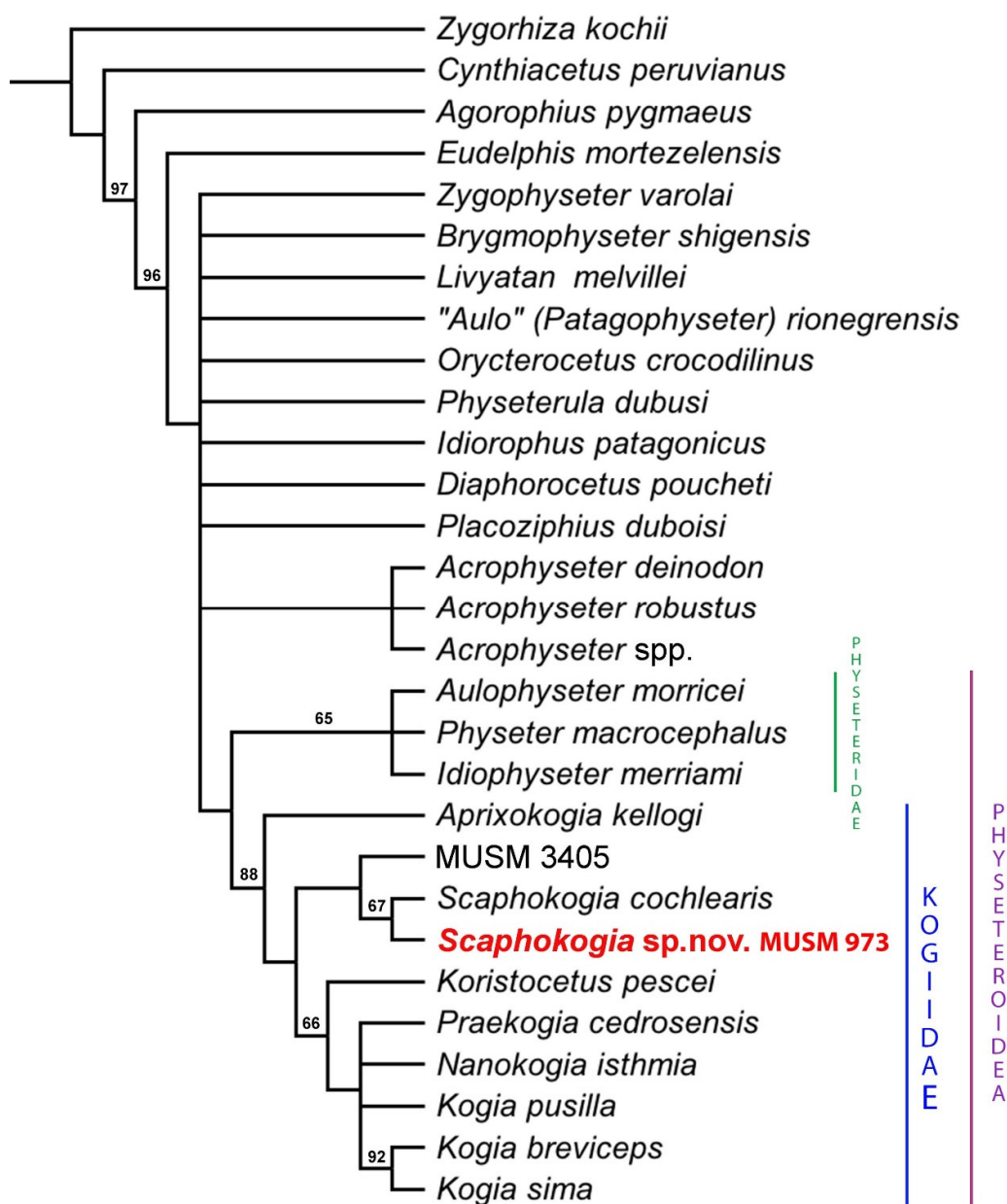


Figura 11. Filogenia de consenso estricto obtenida a partir de 3204 árboles más parsimoniosos, usando el algoritmo de búsqueda heurística. El árbol consenso se obtuvo con una longitud de 150 pasos, índice de consistencia (CI) de 0.527 e índice de retención (RI) de 0.756. Los valores sobre las ramas indican los valores de soporte *bootstrap*. Las letras en color rojo indican el taxón de interés.

En el segundo análisis, usando pesos implicados ($k=2$) se obtuvieron 567 árboles con una longitud de 109 pasos, un índice de consistencia (CI) de 0.527 y un índice de retención (RI) de 0.756. Se encontraron 4 nodos sin resolver (Figura

12). La discusión del análisis filogenético (sección 7.1) se basó en este segundo resultado debido a la mayor resolución entre nodos.

El contenido y soporte del clado total Pan-Physeteroidea se mantuvo igual al anterior análisis (Figura 12). El clado de los denominados “cachalotes hipercarnívoros” incluyó al clado *Brygmophyseter shigensis* + *Aulo* (*Patagophyseter*) *rionegrensis*, y el clado *Acrophyseter* + *Zygophyseter*. Este clado se recuperó en base a: escudo occipital plano con una fuerte desviación respecto al plano del cráneo (carácter 29, estado 1); presencia de doce a catorce dientes mandibulares (carácter 37, estado 1); presencia de una cavidad medial a timpánico-escamosa del proceso espinoso a la fosa temporal (carácter 46, estado 1); proceso dorsal del periótico dorsalmente corto (carácter 47, estado 2); y, margen lateral del atlas convexo, con el proceso transversal apuntando lateralmente a media altura del hueso (carácter 51, estado 1). Dentro de este clado se reconoce a *Zygophyseter* como taxón hermano de *Acrophyseter* en base a: ensanchamiento de la cavidad supracraneal hacia el lado derecho presente, cuenca sobrepasa la cuenca ocular derecha (carácter 19, estado 1); y, nivel dorsoventral del proceso preorbital del frontal, más alto que el margen lateral de la base del rostro (carácter 23, estado 0). El siguiente nodo es una politomía formada por las tres especies del género *Acrophyseter*: *A. deinodon*, *A. robustus* y *A. sp.* Este género se reconoce en base a: muesca antobital presente y convertida en un surco estrecho (carácter 8, estado 2); ausencia de nasales ausente, ambos nasales presentes (carácter 18, estado 0); compresión del frontal debido a la extensión ventral del maxilar, frontal comprimido anterodorsalmente con el ángulo entre la sutura frontomaxilar y el eje del cráneo

mayor a 35° (carácter 24, estado 2); curvatura de la mandíbula en vista dorsal, presente y conspicua (carácter 49, estado 1).

Se recupera a *Livyatan melvillei* fuera del clado de los cachalotes raptorales, como grupo hermano de los Physeteroidea más derivados. Este nodo se soporta en base a: proceso falciforme del escamoso, reducido a un simple osículo o ausente (carácter 30, estado 2); compresión labiolingual de los dientes posteriores inferiores (porción fuera del alveolo), débil o ausente (carácter 38, estado 1); largo del proceso cigomático del escamoso (largo horizontal) desde el extremo anterior al margen posterior del escamoso, proporción entre el largo del proceso y el ancho bicigomático menor a 0.35 (carácter 45, estado 1); margen posteromedial de la *pars cochlearis* en vista dorsal aplastada, apenas convexa y aproximadamente continúa con el margen posterior del proceso dorsal (carácter 48, estado 1); muesca en la margen anterior del basihiel ausente, margen anterior rectilíneo o convexo (carácter 52, estado 2). En el siguiente nodo se recuperan a *Physeterula*, *Idiorophus*, *Diaphorocetus*, *Placoziphius* y el clado *Orycterocetus* + Physeteroidea corona (Figura 12), reconocido en base a: foramen del premaxilar izquierdo (carácter 14, estado 1); dientes de tamaño pequeño (carácter 35, estado 0); más de 14 dientes mandibulares (carácter 37, estado 2); posición ventral del cóndilo mandibular no desarrollada, proceso angular bien desarrollado (carácter 39, estado 0); nivel anteroposterior del último alveolo superior o final posterior del surco alveolar vestigial, distintamente anterior a la muesca antorbital (carácter 40, estado 2).

Los Physeteroidea corona que incluyen a los Physeteridae y a los Kogiidae son reconocidos en base a 6 sinapomorfias: maxilares expuestos más de la mitad del largo del rostro, más anchos que los premaxilares (carácter 4, estado 2) ausencia de dientes en el premaxilar (carácter 7, estado 1); nivel el foramen premaxilar derecho al mismo nivel o posterior a la muesca antorbital (carácter 16, estado 2); nivel dorsoventral del proceso preorbital del frontal, considerablemente bajo (carácter 23, estado 2); contacto entre el jugal y el proceso cigomático del escamoso proporcionalmente corto, contacto redondeado (carácter 44, estado 1); y, eje longitudinal del cráneo proyectado ventralmente (carácter 54, estado 1). Los Physeteridae que incluyen a *Aulophyseter morricei*, *Physeter macrocephalus* e *Idiophyseter merriami* se recuperaron en base a: alveolos superiores reducidos a un surco alveolar o ausentes (carácter 6, estado 1); maxilar derecho llegando al plano sagital del cráneo en la cresta occipital de la cuenca supracraneal, ausente (carácter 20, estado 0); frontal comprimido anterodorsalmente, con un ángulo entre la sutura maxilofrontal y el eje del cráneo mayor a 35° (carácter 24, estado 2); fosa temporal muy por debajo del punto más alto del cráneo, no alcanzando ni la mitad de la altura del mismo (carácter 43, estado 1).

Los Kogiidae se sustentaron en base a 13 caracteres: maxilares, premaxilares y vómer alcanzan el extremo distal del rostro (carácter 2, estado 1); número y tamaño de los forámenes infraorbitales presentes en el área de la muesca anterior derecha y posteriores a esta, al menos 3 o 4 de tamaño pequeño a medio (carácter 10, estado 0); presencia de una cresta sagital (carácter 13, estado 1); ausencia de ambos nasales (carácter 18, estado 2); protección larga del

lacrimojugal entre el frontal y el maxilar (carácter 22, estado 1); fosa temporal anteroposteriormente más larga que la distancia entre el proceso preorbital del maxilar y la pared anterior de la fosa temporal (carácter 25, estado 0); muesca ancha (carácter 28, estado 1); extensión posterior del proceso posterior del periótico paralelo al plano general del hueso y no orientado ventralmente, presente (carácter 32, estado 1); número de dientes mandibulares entre doce y catorce (carácter 37, estado 1); margen lateral del proceso supraorbital del maxilar creando una pared subvertical considerablemente engrosada dorsoventralmente (carácter 41, estado 1); contacto entre el jugal y el proceso cigomático del escamoso proporcionalmente corto, contacto redondeado (carácter 44, estado 2); proceso dorsal del periótico dorsalmente corto (carácter 47, estado 2); y, ángulo sinfiseal de la mandíbula mayor a 55° (carácter 50, estado 2). El primer kógido en divergir es *Aprixokogia kellogi*. En el siguiente nodo se incluyen a dos clados: los Kogiinae y los Scaphokogiinae *sensu* De Muizon 1988.

Los Kogiinae se reconocen en base a: rostro corto (carácter 1, estado 2); posición de la muesca antorbital, dentro de la cuenca supracraneal (carácter 9, estado 1); muesca ancha posterior al proceso postglenoideo del escamoso para el elongado proceso posterior del timpánico presnete y bien desarrollado, concavidad paraoccipital transformada en un ancho y profundo surco (carácter 28, estado 2); y, escudo occipital plano, con una desviación fuerte respecto al eje del cráneo (carácter 29, estado 1). El primer Kogiinae en divergir es *Koristocetus pescei*. En el siguiente nodo se recuperó en base a: ausencia de dientes superiores (carácter 6, estado 1); proceso postglenoideo del escamoso

más largo ventralmente que el proceso post-timpánico (carácter 27, estado 0); y, altura de la fosa temporal muy por debajo del punto más alto del cráneo, no alcanzando ni la mitad del alto (carácter 43, estado 1). A este nivel diverge *Kogia pusilla* y el clado de *Nanokogia*, *Praekogia* y *Kogia sima* + *K. bevriceps*. Este nodo se encuentra pobremente soportado en base a un carácter: proceso postorbital del frontal muy extendido ventralmente con una correspondiente baja posición del proceso cigomático del escamoso. Los modernos *Kogia sima* y *K. bevriceps* se recuperan en base a 4 caracteres: cuenca supracraneal del cráneo presente y extendida hacia la superficie dorsal del rostro (carácter 3, estado 2); frontal comprimido anterolateralmente, ángulo entre la sutura frontomaxilar y el eje del cráneo mayor a 35° (carácter 24, estado 2) fosa temporal, distintamente más larga que la distancia entre el proceso preorbital del maxilar y la pared anterior de la fosa temporal (carácter 25, estado 2); curvatura de la mandíbula en vista dorsal presente, margen ventral cóncavo (carácter 49, estado 2).

Se recuperó a los Scaphokogiinae en base a: maxilares expuestos más de la mitad del rostro, más angostos que los premaxilares (carácter 4, estado 1); constricción de los premaxilares anterior a la muesca antorbital, seguida de una expansión también anterior presente (carácter 5, estado 1); hipertrofia del canal mesorostral presente (carácter 56, estado 1). MUSM 3405 es el primer miembro de este grupo en divergir en base a un único carácter: muesca antorbital presente (carácter 8, estado 1). En nodo que reconoce a *Scaphokogia cochlearis* como grupo hermano de MUSM 973 se caracteriza por: alveolos superiores muy reducidos o presencia de un surco alveolar (carácter 6, estado 1); proceso postorbital del frontal muy extendido ventralmente con una correspondiente baja

posición del proceso cigomático del escamoso (carácter 42, estado 1); altura de la fosa temporal, muy por debajo del punto más alto del cráneo, no alcanzando ni la mitad del mismo (carácter 43, estado 1); surco mesorostral parcialmente abierto (carácter 53, estado 1); y, desarrollo tubular del rostro presente (carácter 55, estado 1). *S. cochlearis* se caracteriza por: Nivel del foramen premaxilar derecho al mismo nivel o posterior a la muesca antorbital (carácter 16, estado 2). Finalmente, MUSM 973 difiere de *S. cochlearis* debido a: rostro corto (carácter 1, estado 2); Protección larga del lacrimojugal entre el frontal y el maxilar (carácter 22, estado 0); muesca ancha posterior al proceso postglenoideo del escamoso para el elongado proceso posterior del timpánico ausente (carácter 28, estado 0).

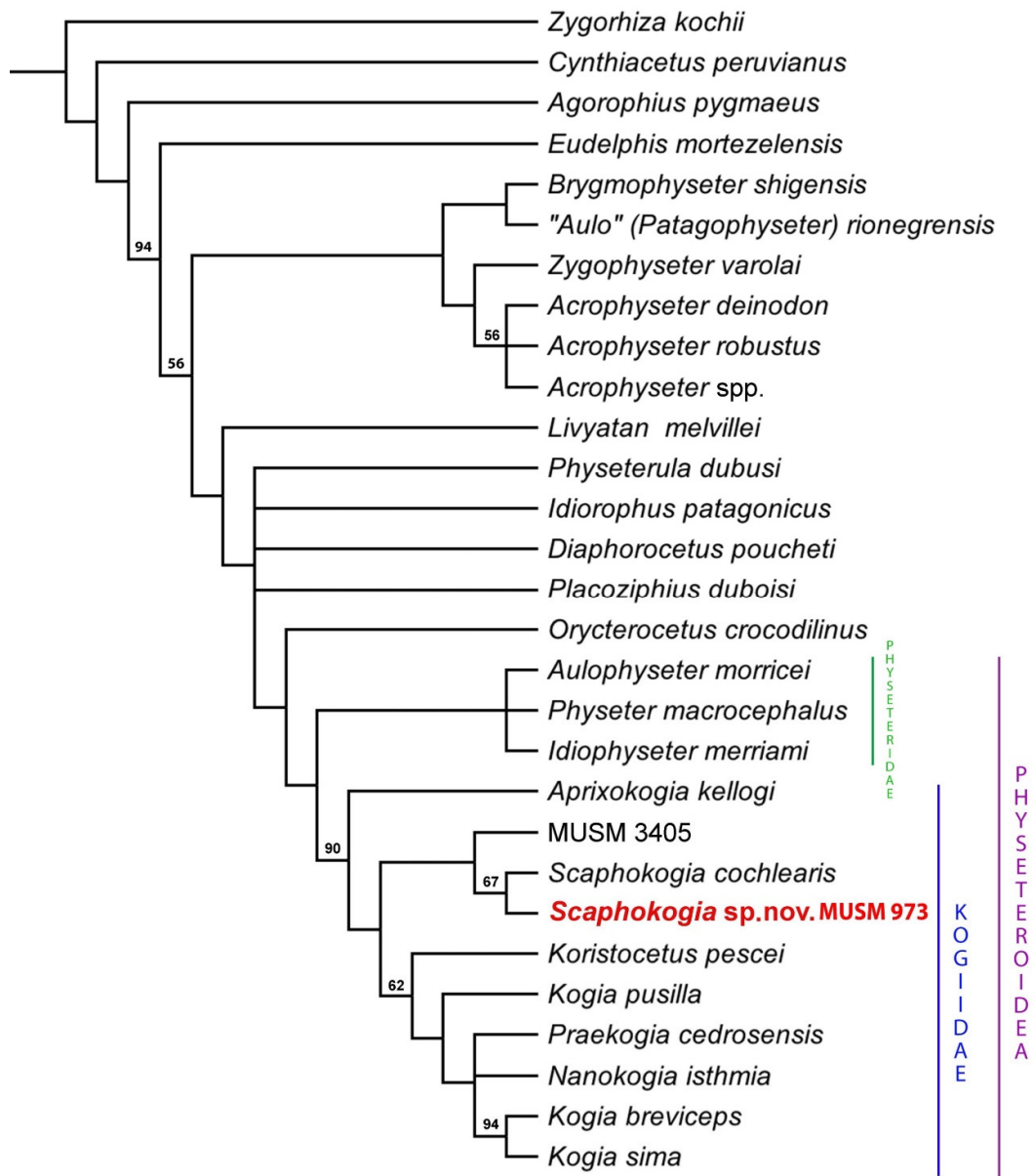


Figura 12. Filogenia de consenso estricto obtenida a partir de 567 árboles más parsimoniosos, usando el algoritmo de búsqueda heurística con pesos implicados para una valor $k=2$. El árbol consenso se obtuvo con una longitud de 150 pasos, índice de consistencia (CI) de 0.527 e índice de retención (RI) de 0.756. Los valores sobre las ramas indican los valores de soporte *bootstrap*. Las letras en color rojo indican el taxón de interés.

Se usaron las definiciones filogenéticas de Lambert et al. (2008) para Physeteridae y Kogiidae en base al segundo análisis debido a la mayor resolución de nodos y al mayor soporte existente de cada nodo; en el caso de

Physeteroidea y Pan-Physeteroidea se siguieron las definiciones de Velez-Juarbe et al. (2015). Physeteridae Gray, 1821 se define filogenéticamente como el grupo que incluye a todos physeteroideos más cercanos a *Physeter* que a *Kogia*. Kogiidae Gill, 1871 se define como el grupo que incluye a todos los physeteroideos más cercanos a *Kogia* que a *Physeter*. Physeteroidea Gray, 1821 se define como el grupo corona que incluye hasta el último ancestro común de *Physeter* y *Kogia*. Pan-Physeteroidea Velez-Juarbe et al. (2015) se define como el grupo total que incluye al grupo corona Physterioidea.

Se reconoce el clado que incluye a *S. cochlearis*, MUSM 973 *Scaphokogia* sp. nov. y a MUSM 3405 como Scaphokogiinae Muizon, 1988, y se define filogenéticamente como el clado que incluye a todos los kógidos más cercanos a *Scaphokogia cochlearis* que a *Kogia breviceps*. En ambos análisis se reconoció a MUSM 973 como grupo hermano de *S. cochlearis*, lo que reconoce a MUSM 973 como una nueva especie del género *Scaphokogia*.

6.2 Sistemática Paleontológica

CETACEA BRISSON, 1762

ODONTOCETI FLOWER, 1867

PAN-PHYSETEROIDEA VELEZ-JUARBE 2015

PHYSETEROIDEA GRAY, 1821

KOGIIDAE GILL, 1871

Scaphokogia DE MUIZON, 1988

Diagnosis emendada:

Cachalotes de tamaño pequeño a mediano, de talla similar o ligeramente mayor a *Kogia*. Se diferencian de otros kógidos debido a que poseen un cráneo de aspecto alargado y ligeramente afinado anteriormente, con el extremo distal del rostro de aspecto redondeado o subrectangular. El rostro es de tamaño similar o mayor al cráneo post-rostral y la región dorsal está formado predominantemente por los premaxilares, a diferencia de Kogiinae. La superficie dorsal del rostro es convexa, y presenta una ligera elevación a nivel de la sutura entre los premaxilares. El rostro presenta un aspecto cilíndrico o tubular, con una cavidad interior. En vista lateral, el rostro se encuentra proyectado ventralmente respecto al eje longitudinal del cráneo. El surco mesorostral del rostro se encuentra expuesto o no; sin embargo, los premaxilares y maxilares, junto al vómer forman un canal prominente para el desarrollo del cartílago mesetmoides hipertrofiado. El rostro presenta una paquiostosis de moderada a muy fuerte, muy evidente en la porción anterior del vómer. Las narinas externas muestran una fuerte asimetría, la narina derecha es de menor tamaño y se encuentra ubicada en el eje medial del cráneo, la narina izquierda es de tamaño considerablemente mayor a la otra y se encuentra fuertemente desviada lateralmente. Posterior a la

narina derecha existe una depresión a manera de bloqueo que limita anteriormente la cuenca supracraneal. Las muescas antorbitales se encuentran transformadas en surcos; los procesos antorbitales se encuentran convertidos en láminas altas que dorsalmente dan origen a las crestas maxilares, que se proyectan posteriormente hasta contactar la cresta occipital. La cresta sagital la presentan desviada hacia el lado izquierdo del cráneo, pudiendo alcanzar la cresta occipital o desviarse lateralmente hasta fusionarse con la cresta maxilar izquierda. Dentro de la cresta sagital, la fosa premaxilar no se encuentra excavada, a diferencia de *Kogia* que presenta una cresta sagital medial y excavada para la fosa premaxilar. El desarrollo de la cuenca supracraneal es mayor que en el resto de kógidos (a excepción de *Aprixokogia*) y se encuentra limitada por las crestas maxilares y occipital, que son considerablemente altas. La cuenca supracraneal se encuentra excavada, esta concavidad es más notoria hacia el lado derecho del cráneo y ocupa la mayoría de la parte dorsal del cráneo. La fosa temporal es notoriamente más profunda y larga que en *Kogiinae*, alcanzando un largo similar a la distancia entre el extremo anterior del proceso preorbital y el extremo posterior del proceso postorbital. El proceso cigomático del escamoso tiene forma triangular y se encuentra ligeramente proyectado dorsalmente y no contacta con el lacrimojugal. El escamoso se encuentra notoriamente excavado en su porción ventral para el proceso posterior del timpánico, que se encuentra hipertrofiado.

6.3 *Scaphokogia* sp. nov.

6.3.1 Espécimen tipo

MUSM 973, cráneo completo sin mandíbula ni perióticos, con bulla timpánica izquierda y proceso posterior del timpánico desarticulado.

6.3.2 Localidad Tipo

Perú: Región Arequipa, Sacaco, Aguada de Lomas, Nivel MTM.

6.3.3 Diagnósis diferencial

Cachalote pigmeo de tamaño pequeño, con una longitud estimada de 219.48 - 232.19 cm (Pyenson & Sponberg, 2011); ligeramente mayor a *Nanokogia isthmia* o *Koristocetus pescei*. Reconocido como Kogiidae en base a poseer un ancho bicigomático menor a 40 cm; presencia de una cresta sagital; narinas externas extremadamente asimétricas; el maxilar derecho alcanza el plano sagital del cráneo en la pared posterior de la cuenca supracraneal o cresta occipital; y la ausencia de nasales. Difiere de otros kógidos debido a la combinación de los siguientes caracteres: ausencia de dientes superiores, compartida con *Scaphokogia cochlearis* y *Kogia*; muesca antorbital transformada en un surco, compartida con *S. cochlearis*, *Nanokogia* y *Kogia*; cresta sagital desviada hacia el lado izquierdo del cráneo, compartida con *S. cochlearis*; desarrollo tubular del cráneo, compartida con *Scaphokogia*; y presencia de un canal mesorostral hipertrofiado, compartida con *S. cochlearis* y *Aprixokogia*. Comparte con *S. cochlearis* la presencia de un desnivel, límite o pared anterior de la cuenca supracraneal, posterior a la narina derecha; siendo ligeramente más desarrollada en *S. cochlearis*. Comparte con *S. cochlearis* el desarrollo de un vómer altamente osteoesclerotizado en su porción anterior, a manera de cuña entre los premaxilares. Comparte con *Koristocetus*, *S. cochlearis* y *Praekogia* la presencia

de una fosa temporal larga, a diferencia de *Kogia* que la posee muy reducida; sin embargo, la profundidad de la misma solo es similar a lo observado en *S. cochlearis*. Difiere del resto de kógidos, salvo *S. cochlearis*, por presentar unas crestas maxilares a manera de lámina mucho más altas que el límite dorsal del rostro del animal y dirigidas ligeramente hacia la región medial. Difiere de *Kogia* al poseer un proceso posterior del timpánico mucho más prominente y bulboso. Presenta como *S. cochlearis* una cresta sagital desviada hacia el lado izquierdo del cráneo, pero difiere con el mismo al poseer una ligera desviación de la misma y unirse a la cresta occipital. Difiere del resto de kógidos en presentar un timpánico con una prominencia posterior externa altamente desarrollada y una muesca interprominental bastante reducida; pterigoides bulboso y paquiestizado, con las crestas faringéales proyectadas lateralmente; y por presentar un foramen magnum de aspecto ovoide invertido.

6.3.4 Estadio ontogénico

Debido a que el espécimen *Scaphokogia* sp. nov. carece de dientes es difícil determinar la edad del individuo. Sin embargo, debido al grado de fusión existente entre huesos como el pterigoides y el palatino, el individuo es considerado adulto.

6.3.5 Estimación del tamaño corporal

La estimación del tamaño corporal en base a métodos alométricos (Pyenson & Sponberg, 2011) indica que la longitud total del animal habría oscilado entre 219 y 232 cm.

6.4 Descripción de la morfología craneal de *Scaphokogia* sp. nov.

6.4.1 Premaxilares

Los márgenes laterales de los premaxilares se extienden a lo largo del rostro y alcanzan el extremo anterior, formando la mayor parte del mismo. La superficie dorsal de los premaxilares a lo largo del rostro es moderadamente cóncava, acentuándose la condición lateroanteriormente. Medialmente la sutura entre los premaxilares sobresale y forma una pequeña cresta, que se ancha posteriormente hasta el nivel anterior de las narinas externas. El premaxilar izquierdo carece de forámenes. En el premaxilar derecho existe un foramen de tamaño medio, anterior a las narinas externas, pero posterior a la muesca antorbital, ligeramente por debajo del nivel de la prominencia causada por la sutura entre ambos premaxilares. Los premaxilares alcanzan su mayor elevación poco antes del nivel de la muesca antorbital. Luego de esta elevación el premaxilar derecho presenta dos depresiones posteriores: la primera a nivel de la muesca antorbital anterior al foramen premaxilar derecho; y la segunda, posterior al foramen formado el límite o pared anterior de la cuenca supracraneal. Antes de hundirse por completo el premaxilar derecho se perfora en un lado, creando los límites anterior, posterior y lateral derecho de la narina externa derecha; la porción posterior a esta limita parcialmente la narina externa izquierda, antes de proyectarse posteriormente. En la cuenca supracraneal el premaxilar derecho se proyecta posteriormente de manera triangular, presentado dos ligeras proyecciones postero-laterales. El premaxilar izquierdo se desvía ventralmente antes que el premaxilar derecho alcance su punto más alto, creando una suave pendiente que se proyecta latero-posteriormente a

manera de lengua limitando el margen anterior, lateral y posterior de la narina izquierda. Como en todos los phryseteroideos las narinas externas presentan una fuerte asimetría: la narina derecha se encuentra en el eje axial del cráneo; la narina izquierda presenta una fuerte desviación lateral y presenta un tamaño notoriamente mayor a la narina derecha (Figura 13). Los huesos nasales se han perdido como en todos los kógididos. A nivel del frontal, el premaxilar derecho se expande lateralmente y posteriormente formando la porción anterior de la cresta sagital junto al maxilar izquierdo. La superficie dorsal del premaxilar derecho es plana, presentando una pendiente continua hacia el lado derecho en el rostro, continuándose en la superficie dorsal del cráneo, a excepción del foramen premaxilar derecho.

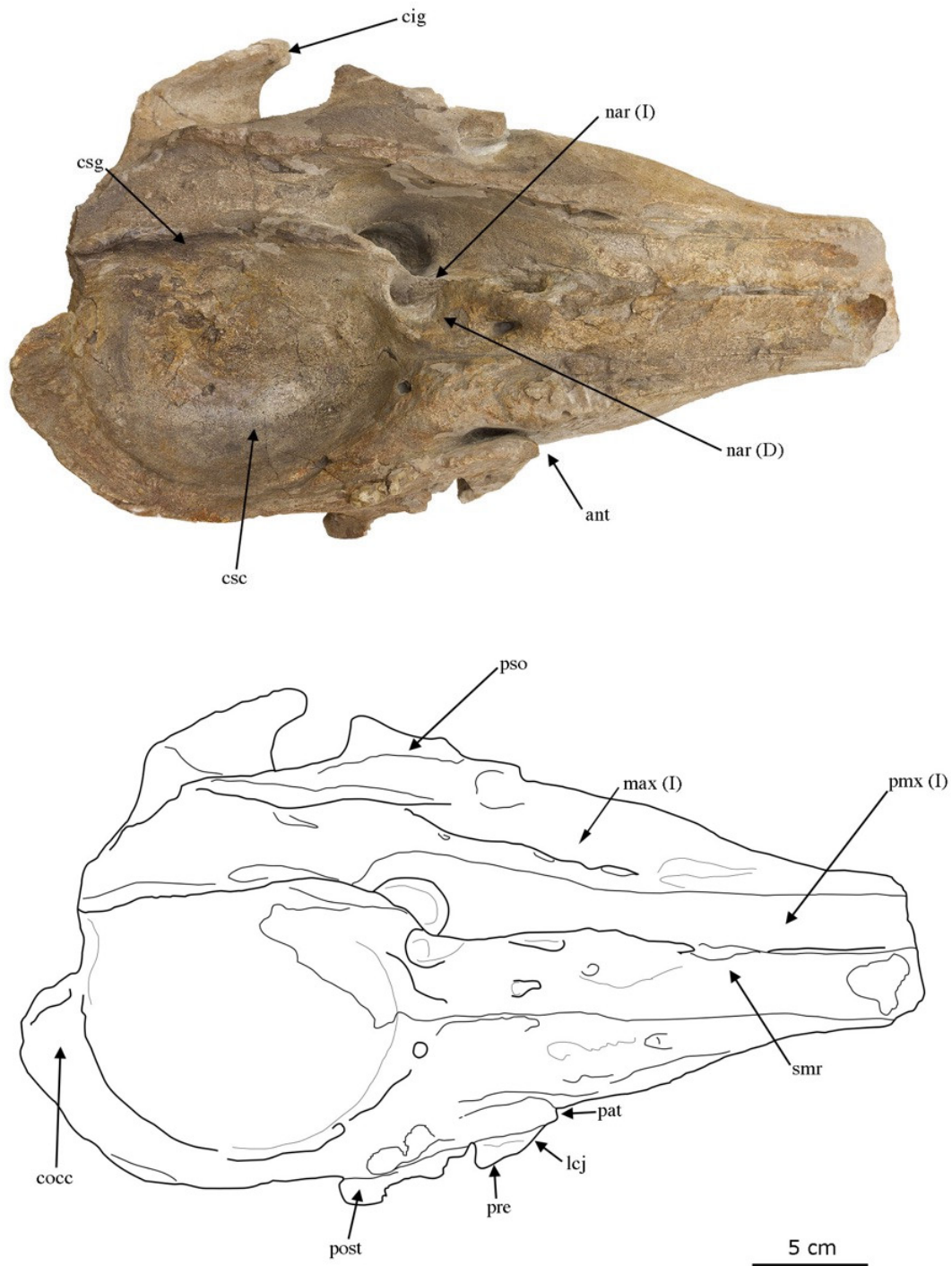


Figura 13. Vista dorsal del cráneo de *Scaphokogia* sp. nov. (MUSM 973). Abreviaciones: cig, proceso cigomático del escamoso; cocc, cresta occipital; csc, cuenca supracraneal; csg, cresta sagital; lcj, complejo lacrimojugal; max, maxilar; nar, narina; pmx, premaxilar; post, proceso postorbital; pre, proceso preorbital; pso, proceso supraorbital; smr, surco mesorostral. Listado completo de abreviaciones en sección 5.5.

6.4.2 Maxilares

Los maxilares, premaxilares y vómer se extienden hasta el extremo anterior del rostro dándole un aspecto redondeado subrectangular (Figura 13). La exposición dorsal de los maxilares se reduce notoriamente en vista dorsal: los bordes laterales se afinan anteriormente en el rostro, hasta correr paralelos en el tercio distal, considerablemente reducidos. A lo largo del rostro la superficie dorsal de los maxilares es plana, a excepción de su región posterior en que ambos maxilares se tornan ligeramente convexos. El maxilar derecho presenta un crecimiento irregular alrededor de dos pequeñas perforaciones a manera de inflamación ósea o exostosis, anterior a la muesca antorbital, posiblemente como producto de un ataque por algún depredador o infección. La repisa maxilar (Mead & Fordyce, 2009) se encuentra a la altura del proceso supraorbital del frontal y proyecta anteriormente desde la muesca antorbital hacia el extremo distal del rostro siguiendo el eje perpendicular a los cóndilos, evidenciando la desviación ventral del rostro.

La muesca antorbital se ha modificado, formando un surco profundo fuera de la cuenca supracraneal (Figura 13). La muesca antorbital mucho más desarrollado en el lado derecho; llegando al límite dorsal de la cavidad supracraneal. Posterior a la muesca antorbital, los maxilares se expanden sobre la bóveda craneana desplazando lateralmente a los frontales. La cuenca supracraneal presenta un contorno semi-ovalado y está ligeramente desviada sobre la órbita derecha, teniendo un límite medial casi recto limitado por la cresta sagital. Las crestas maxilares se encuentran aguzadas anteriormente, engrosando posteriormente a nivel del proceso zigomático y presentando una ligera proyección posterior sobre

los cóndilos occipitales. Las crestas maxilares de *Scaphokogia* sp. nov. alcanzan su máxima altura y ancho a nivel del proceso post-orbital engrosando hasta 1.8 cm; posteriormente las mismas se afinan y reducen su altura. Posteriormente la cresta maxilar se une a la cresta occipital cubriendo la región temporal y occipital. Medialmente, el maxilar izquierdo se une al premaxilar derecho para formar la porción anterior de la cresta sagital, ligeramente desviada hacia el lado izquierdo del cráneo.

En la superficie de la cuenca supracraneal, existe una gran fosa, de forma ligeramente arriñonada (Figura 13), siendo anteriormente más profunda en el contacto del premaxilar derecho con el maxilar derecho; dicha fosa es interpretada como la fosa supracraneal o fosa premaxilar (Barnes, 1973). La parte más profunda de esta fosa se alcanza a nivel del proceso postorbital del frontal, a nivel del contacto entre el premaxilar derecho y el maxilar derecho, reduciendo su profundidad posteriormente. En *Scaphokogia cochlearis* una fosa similar de aspecto circular se encuentra presente, diferenciándose debido a la forma de la cuenca supracraneal. En el maxilar derecho de *Scaphokogia* sp. nov. existen tres forámenes distinguibles y dos perforaciones adicionales anteriores a la muesca; es difícil interpretar si estos agujeros son producto de alguna infección, interacción o funcionales debido al tamaño reducido de las mismas. El primer foramen se distancia 4 cm anteriormente de la muesca antorbital, alcanzando los 0.5 cm de diámetro con una moderada proyección anterior. El segundo foramen se encuentra a nivel de la muesca antorbital alcanzando los 0.7 cm de diámetro; y el tercero 0.6 cm de diámetro, encontrándose a nivel del proceso preorbital, posterior a las narinas. El maxilar izquierdo tiene también al

menos 4 forámenes infraorbitales y 3 pequeñas perforaciones. Los dos primeros forámenes corren lateralmente y se abren dorsalmente alcanzando 0.4 cm de ancho cerca del final de la narina izquierda proyectándose anteriormente, seguidos de un tercer foramen ovalado que alcanza 0.4 cm de ancho y 1.7 cm de largo. Posteriormente y sobre la abertura nasal izquierda hay una serie de al menos 3 pequeñas perforaciones en la pared lateral de la misma que alcanzan de 0.3 a 0.4 cm. El cuarto y último foramen se abre posterior a la narina izquierda al nivel de la pared anterior de la fosa temporal, alcanzando un ancho de 0.5 cm y proyectándose posteriormente.

Ventralmente, la superficie palatal del maxilar es convexa. No existen dientes maxilares y los alveolos de la misma se encuentran muy reducidos, formando dos surcos alveolares incipientes que se limitan a la porción anterior del rostro. Los bordes ventrolaterales del maxilar se encuentran proyectados lateralmente por debajo de la muesca antorbital, en la porción posterior del rostro. La superficie ventral de estas proyecciones es ligeramente cóncava. La extensión más anterior del seno ptergoideo es una ligera depresión ovalada o fosa localizada anterior al foramen infraorbital ventral. El foramen infraorbital se encuentra por debajo de la mitad de la órbita, contactando posteriormente con el surco frontal.

6.4.3 Palatinos

Los palatinos son ligeramente convexos, de forma semi-triangular. El palatino izquierdo es ligeramente más grande y prominente que el derecho. El límite

anterior de los palatinos con los maxilares se encuentra poco definido como consecuencia de la paquiosclerosis de los cóndilos adultos.

6.4.4 Lacrimojugal

El complejo lacrimojugal se encuentra fusionado como en todos los phyllostomatos conocidos (Figura 14). El lacrimojugal se encuentra comprimido formando el proceso preorbital, que en vista lateral presenta forma triangular. El extremo ventral de este hueso se proyecta ligeramente medialmente y lateralmente para crear una punta roma bastante ancha, de 1.2 cm. En su extremo posterior el lacrimojugal presenta una ligera proyección posterior entre el maxilar y el frontal; sin embargo, el contacto con el frontal no es claro, al igual que en su porción ventral.

6.4.5 Frontal

Dorsalmente el frontal se encuentra cubierto casi en su totalidad por el maxilar, siendo distinguible solo una pequeña franja correspondiente al proceso supraorbital (Figura 14). En vista lateral la sutura entre el frontal y el maxilar forma un ángulo de 35 grados con la horizontal o eje longitudinal del cuerpo. El margen lateral del proceso supraorbital corre paralelo a la horizontal y la porción posterior se curva ligeramente orientándose posteroventralmente. La superficie lateral del resto del hueso, entre el proceso preorbital y el postorbital es notoriamente convexa; esta condición se aligera posteriormente, sobre la fosa temporal. La órbita del ojo, incluyendo los procesos preorbital y postorbital se encuentra por debajo del nivel dorsal del rostro; en el caso del proceso preorbital, junto con el lacrimojugal alcanzan el nivel de la repisa maxilar. Lateralmente el

proceso postorbital sobrepasa ligeramente el nivel del proceso cigomático del escamoso, separándose del límite anterodorsal del mismo por 3.6 cm. La porción anterior del proceso preorbital tiene forma redondeada cuando contacta con el lacrimojugal, a diferencia del proceso postorbital que se afina hacia su extremo. Ventralmente, el surco frontal forma un ángulo de 40° con el plano sagital del cráneo y alcanza una longitud de 7.2 cm. El surco frontal desemboca medialmente en el foramen óptico que alcanza 1.5 cm de diámetro.

6.4.6 Región temporal

La cresta temporal es bastante prominente y afinada su porción ventral sobre el proceso cigomático, reduciendo su prominencia conforme se extiende hacia la región dorsal (Figura 14). El escamoso y el frontal se proyectan anteriormente en la cresta temporal, 2.4 cm sobre el nivel de la órbita creando el límite dorsal de la fosa temporal. La fosa temporal tiene forma de rectángulo redondeado alargándose anteroposteriormente y corriendo paralela al eje del rostro; con una longitud de 10.2 cm, desde el proceso postorbital hasta la región occipital de la cresta temporal, una altura de 5.4 cm entre el proceso cigomático y la proyección anterior de la cresta temporal, y 3.3 cm de profundidad en su zona media.

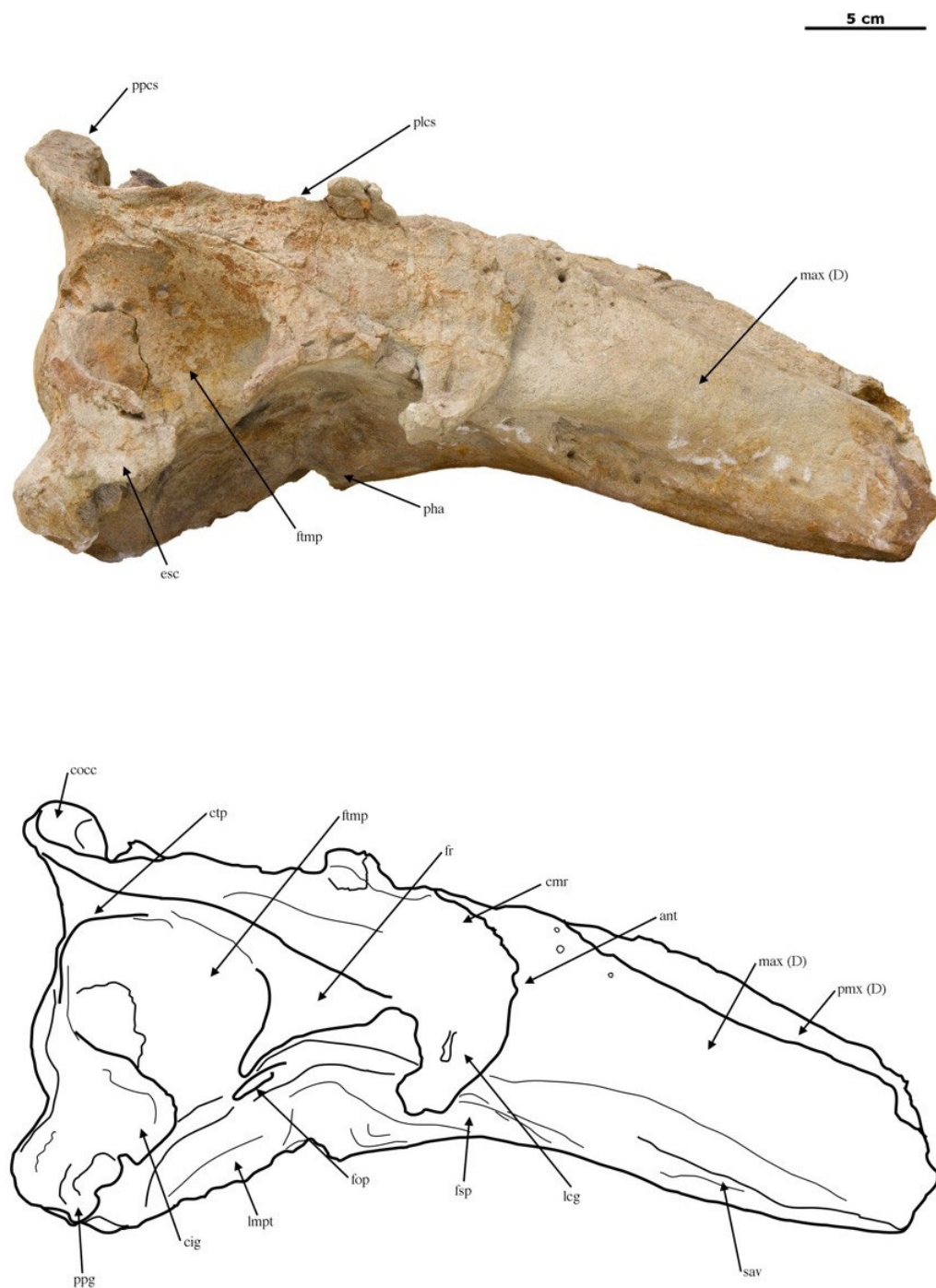


Figura 14. Vista lateral del cráneo de *Scaphokogia* sp. nov. (MUSM 973). Abreviaciones: bso basioccipital; cco, cóndilo occipital; cbo, cuenca basioccipital; fiv, foramen infraorbital ventral; fmag, foramen magnum; fsp, fosa del seno pterigoideo; ftmp, fosa temporal; fr, frontal; ldpt, lámina dorsal del pterigoides; lmpt, lámina media del pterigoides; mppt, muesca para el proceso posterior del timpánico; ot, órbita; pef, preesfenoides; ppg, proceso postglenoideo; pte, pterigoides; sav, surco alveolar; sfr, surco frontal; vm, vómer. Listado completo de abreviaciones en sección 5.5.

6.4.7 Vómer

El surco mesorostral se encuentra cerrado, limitando la exposición dorsal del vómer a una pequeña porción anterior al foramen premaxilar derecho, debido a la fractura del hueso, parte del proceso tafonómico (Figura 13). En *Scaphokogia* sp. nov. existe una cavidad desarrollada bajo el surco mesorostral, donde se alojaría el cartílago mesetmoides; sin embargo, este canal se encuentra hipertrofiado ocupando más de la mitad del ancho del rostro. Las paredes del canal mesorostral se encuentran formadas dorsalmente por los premaxilares y latero-ventralmente por los maxilares, a excepción de una pequeña porción donde se aloja el vómer altamente engrosado. En vista anterior, en el extremo distal del rostro, el vómer tiene forma trapezoidal y se encuentra roto en su extremo distal mostrando que el hueso presenta una notoria osteoesclerosis, entendida como el aumento del grado de compactación interno del hueso (Houssaye, 2009; Ricqles & De Buffrénil, 2001).

6.4.8 Etmoides y Preesfenoides

El etmoides y el preesfenoide forma el septo o pared media que separa ambas narinas. Las narinas externas son marcadamente asimétricas, con la narina izquierda triplicando al menos el diámetro de la narina derecha. A diferencia de las narinas externas, el diámetro de las narinas internas es muy similar. Posteriormente, detrás de las narinas internas el preesfenoides se proyecta 2.5 cm posteriormente y se extiende 0.3 cm a cada lado, en el contacto con el basiesfenoides/basioccipital.

6.4.9 Pterigoides

El pterigoides es largo, alcanzando una longitud de 14.5 cm de los cuales 6.5 cm corresponden a la región hamular. El pterigoide izquierdo y derecho se encuentran a lo largo de una sutura medial a lo largo de toda la región hamular, sobresaliendo ventralmente de manera notoria. Anteriormente el límite del pterigoides no es claro debido a la fusión con los palatinos; sin embargo, dos pequeñas incisiones laterales indican la sutura entre ambos huesos (Figura 15). El hamulus del pterigoides exhibe ventralmente una notoria paquiostosis o hiperplasia del periostio cortical del hueso. La lámina media del pterigoides forma la pared posteroventral y lateral de las narinas internas; la pared dorsal se forma entre la corta proyección de la lámina media, junto al preesfenoides y el vómer. Posteriormente el pterigoides se extiende formando las crestas faringéales a manera de lámina junto al basioccipital, que se extiende y engrosa posteriormente formando la región de las crestas basioccipitales. Las crestas faringéales tienen una ligera proyección lateral hasta el nivel de la sutura preesfenoides-basioccipital; el tercio posterior, formado por la lámina dorsal del pterigoides, presenta una proyección lateral más notoria que cubre ligeramente el escamoso en la región del basioccipital.

6.4.10 Aliesfenoides

El aliesfenoides forma la pared posterior del surco frontal en su límite anterior con el frontal. La superficie ventral del aliesfenoides es cóncava y junto a la lámina media del pterigoides forma la fosa del seno pterigoideo. Cerca del límite posterior se encuentra el foramen oval que alcanza 0.9 cm de largo y 0.4 cm de ancho.

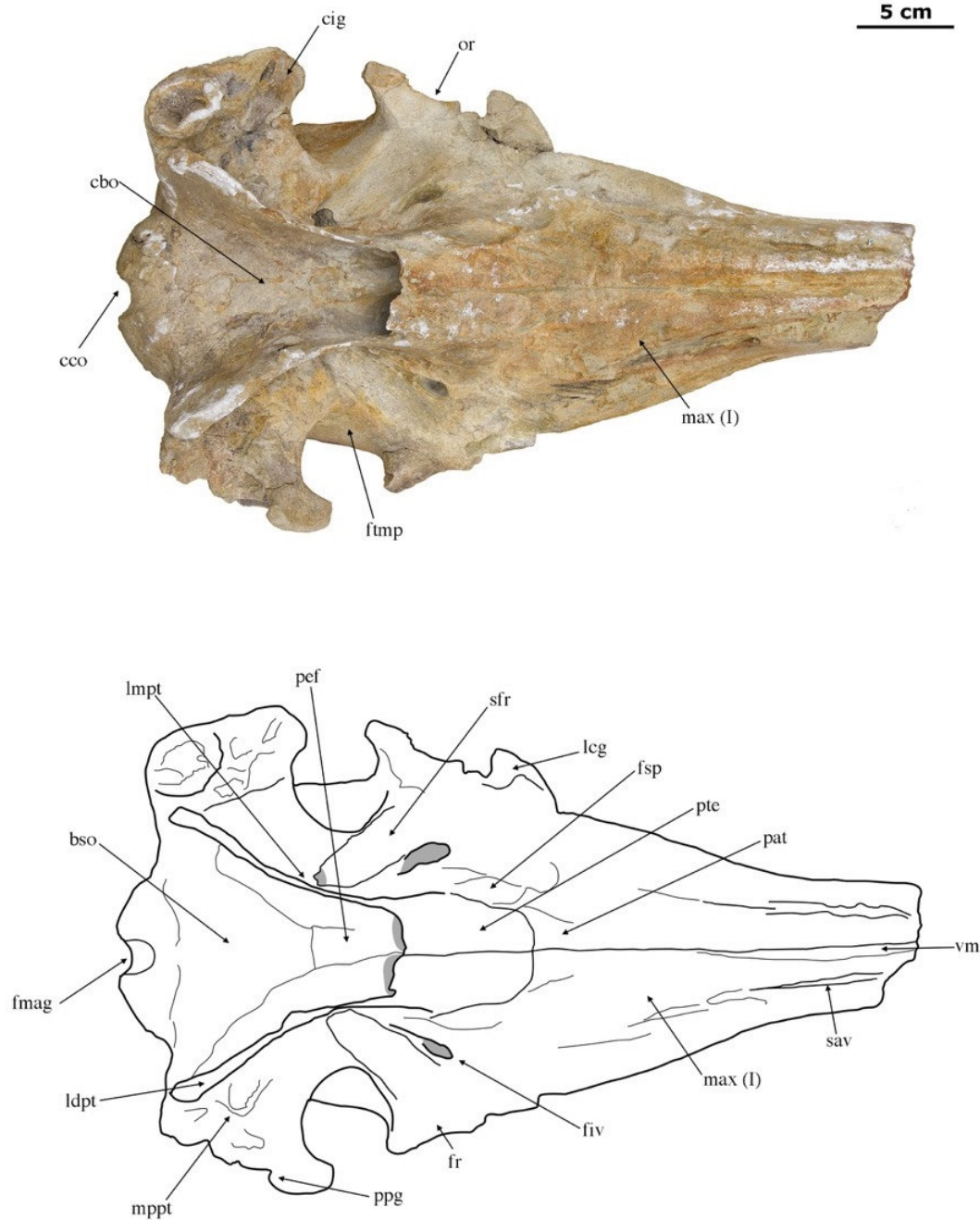


Figura 15. Vista lateral del cráneo de *Scaphokogia* sp. nov. (MUSM 973). Abreviaciones: cmr, cresta maxilar; ctp, cresta temporal; esc, escamoso; fop, foramen óptico; inv, involucrum; le, labio exterior; mip, muesca interprominental; pat, palatinos; plcs, pared lateral de la cuenca supracraneal; ppcs, pared posterior de la cuenca supracraneal. Listado completo de abreviaciones en sección 5.5.

6.4.11 Escamoso

El proceso cigomático es corto y ancho, con aspecto triangular-engrosado a través de su sección transversal. El margen dorsomedial del proceso cigomático es cóncavo, elevándose posteriormente hacia el límite de la fosa temporal. Esta elevación posterior forma la cresta temporal que es notoria en la región del escamoso, contrastando con la región occipital en la que se reduce a una pequeña elevación. El margen ventral del proceso cigomático mantiene su grosor a lo largo de su recorrido, con un ligero engrosamiento anterior. La fosa mandibular o fosa glenoidea (Schulte, 1917) tiene un aspecto triangular y se encuentra excavada, presentando una ligera concavidad orientada anteromedialmente. A diferencia de la mayoría de cetáceos, el proceso falciforme del escamoso se encuentra notoriamente reducido a una pequeña protuberancia de posición ventrolateral al foramen oval del aliesfenoides y anterior a la fosa del periótico. El meato auditivo se encuentra con una ligera orientación anterior, posterior a la fosa mandibular. La cresta anterior del meato solo se encuentra preservada en su porción posterior en el escamoso izquierdo; sin embargo, la marca de ruptura del hueso indica que se afina anterolateralmente. La orientación anterior y el engrosamiento de la cresta anterior del meato auditivo, difieren marcadamente con los Kogiinae que presentan el meato ligeramente orientado posteriormente y una cresta bastante delgada. La porción posteroventral del escamoso junto a la sección anteroventral del exoccipital forman una gran muesca para el alargado proceso posterior del timpánico (Figura 15).

6.4.12 Región Occipital

La superficie de la región occipital es perpendicular al eje del cráneo y notoriamente convexa extendiéndose dorsalmente para formar el vértex, junto a los maxilares. El foramen magnum tiene forma ovoide invertida, siendo más alto que ancho, con un ligero ensanchamiento hacia su región dorsal (Figura 15). La sección ventral de los cóndilos occipitales se dirige medialmente y se encuentra mucho más engrosada, contrastado con la región dorsal que se proyecta y afina lateralmente. La muesca intercondilar (Mead & Fordyce, 2009) o muesca odontoidea (Wible & Gaudin, 2004) tiene forma trapezoidal y se proyecta hasta el límite ventral de los cóndilos occipitales. Existe una pequeña fosa lateral a cada cóndilo occipital, que marca el límite dorsal de la inserción del músculo recto anterior y el límite ventromedial del recto lateral (Schulte, 1917; Schulte & Smith, 1918). El rostro se encuentra orientado anteroventralmente frente a los cóndilos occipitales como la mayoría de phylseteroideos y mostrando una fuerte desviación ventral (Figura 14). Los procesos paraoccipitales se encuentran orientados posterolateralmente y tienen un aspecto convexo, sobresaliendo notoriamente a comparación del resto de la región occipital. La muesca yugular es bastante profunda, encontrándose entre el proceso paraoccipital y la cresta basioccipital; alcanzando 0.4 cm de ancho y una profundidad de 1.1 cm.

6.4.13 Timpánico

La bulla timpánica es proporcionalmente pequeña a comparación de otros odontocetos, que la poseen mucho más desarrollada (Kasuya, 1973). El timpánico no presenta compresión lateral, ni deformación de las prominencias posteriores. La prominencia posterior externa es considerablemente más notoria

que la interna y ambas se encuentran separadas por la muesca interprominental, que solo se abre posteriormente (Figura 16). En vista medial el límite posterior de la prominencia posterior interna tiene aspecto achatado. El límite ventral de la prominencia posterior externa se proyecta anteriormente, a manera de saliente o cresta hasta formar el límite posterior del surco lateral. La porción distal del proceso posterior se encuentra hipertrofiada debido al gran desarrollo del hueso esponjoso y tiene forma de embudo, afinándose anteriormente (Figura 16). La pared ventral de la placa timpánica es ligeramente convexa y perpendicular a la pared interna. La espina anterior del timpánico no se encuentra totalmente preservada; sin embargo, la curvatura del timpánico en su porción anterior sugiere que tendría un aspecto más redondeado. El involucrum se encuentra notoriamente paquiositizado y a mitad de recorrido presenta una muesca que lo divide dorsalmente en una porción anterior y una posterior. Lateralmente el labio externo no se encuentra preservado en la región anterior; sin embargo, la región posterior presenta una fuerte curvatura, proyectada laterodorsalmente.

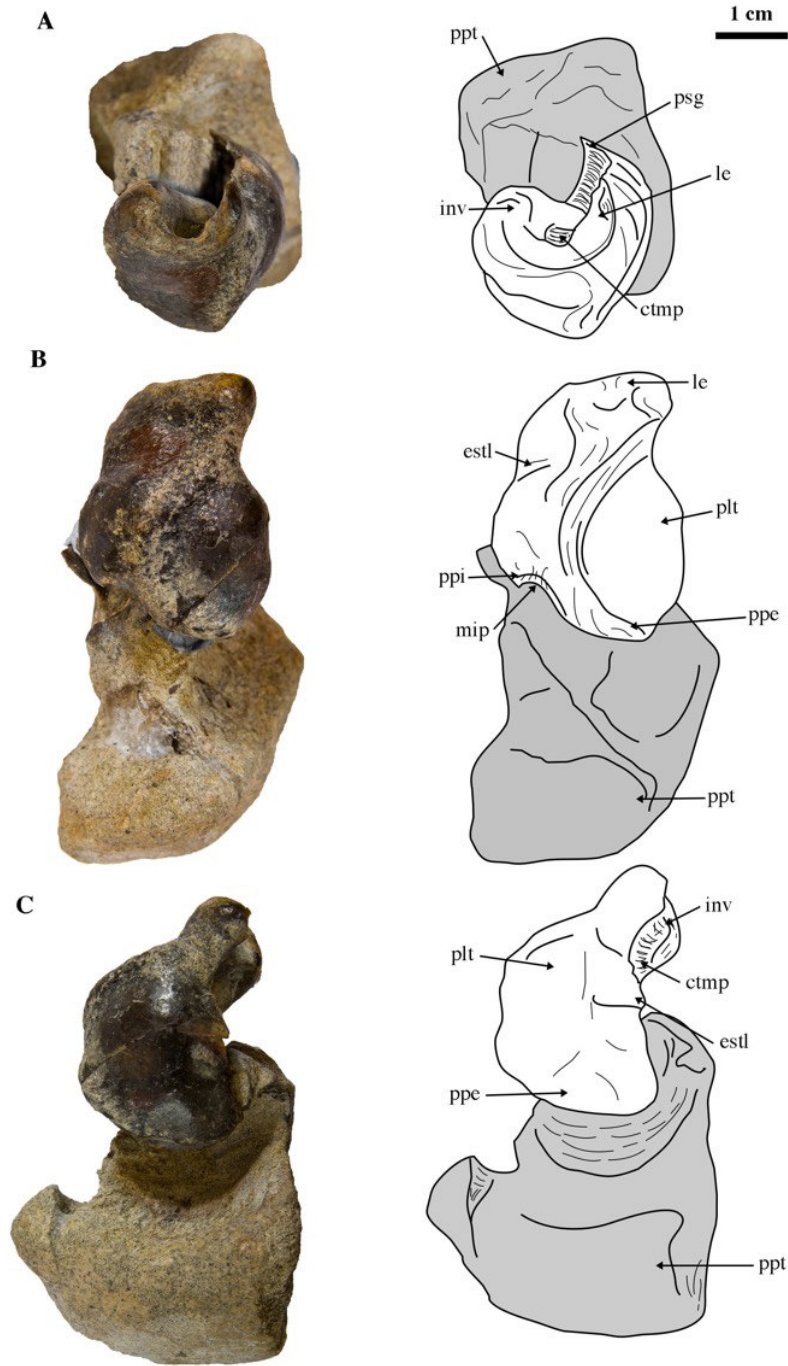


Figura 16. Bulla timpánica de *Scaphokogia* sp. nov. MUSM 973 en vista anterior (A), medial (B) y ventral (C). Abreviaciones: estl, estría lateral; inv, involucrum; le, labio exterior; mip, muesca interprominental; plt, placa timpánica; ppe, prominencia posterior externa; ppi, prominencia posterior interna; psg, proceso sigmoideo. Listado completo de abreviaciones en sección 5.5.

6.5 Comparaciones anatómicas

6.5.1 Premaxilares

Al igual que el resto de kógidos en *Scaphokogia* sp. nov. los maxilares, premaxilares y vómer alcanzan el extremo distal del rostro (Figura 17). El premaxilar derecho se extiende posteriormente muy sobre el nivel del premaxilar izquierdo y el foramen premaxilar izquierdo se encuentra muy reducido. *Scaphokogia* sp. nov. es similar a *Kogia*, *Koristocetus* y *Nanokogia* al poseer un rostro corto (proporción largo del rostro/ancho bicigomático $x < 0.95$), contrastando con el rostro intermedio (proporción $1.2 > x > 0.95$) de *Scaphokogia cochlearis*. En la región rostral, *Scaphokogia* sp. nov. difiere del resto de kógidos, a excepción de *S. cochlearis*, al poseer un extremo distal del rostro de aspecto subrectangular, un surco mesorostral parcialmente cerrado, un desarrollo tubular del rostro, una elevación anterior a las narinas externas y una constricción de los premaxilares anterior a la muesca antorbital (sutura premaxilar-maxilar dirigida anterolateralmente). Ventralmente carece de dientes premaxilares al igual que todos los physeteroideos derivados.

En la cuenca supracraneal, el límite posterior del premaxilar derecho tiene aspecto triangular alcanzando el nivel del proceso supraorbital, difiriendo con *Kogia*, *Praekogia* y *Nanokogia*, cuyo premaxilar derecho alcanza la cresta occipital y el extremo más posterodorsal del cráneo. Es similar al resto de kógidos al poseer una cresta sagital, pero difiere con los Kogiinae como *Kogia* o *Koristocetus* al poseer una cresta sagital no excavada, sino desviada para albergar la cavidad de la fosa premaxilar derecha (Figura 17). *Scaphokogia* sp. nov. es similar a *S. cochlearis* al poseer la cresta sagital desviada hacia el lado

izquierdo del cráneo, difiriendo en que en *Scaphokogia* sp. nov. la cresta sagital alcanza la cresta occipital y en *S. cochlearis* la cresta sagital se une a la cresta maxilar izquierda a nivel del proceso supraorbital. La fosa premaxilar izquierda de *Scaphokogia* sp. nov. es alargada y se encuentra lateromedialmente comprimida como en *Koristocetus*, a diferencia de *S. cochlearis* que la posee muy reducida detrás de la narina izquierda. Debido a que la cresta sagital es muy fina y se encuentra desviada, la fosa premaxilar derecha de *Scaphokogia* sp. nov. se encuentra formada tanto por el maxilar derecho y el premaxilar derecho, teniendo un aspecto arriñonado, a diferencia de *S. cochlearis* que posee una fosa muy extensa que ocupa gran parte de la superficie dorsal de ambos huesos en el cráneo.

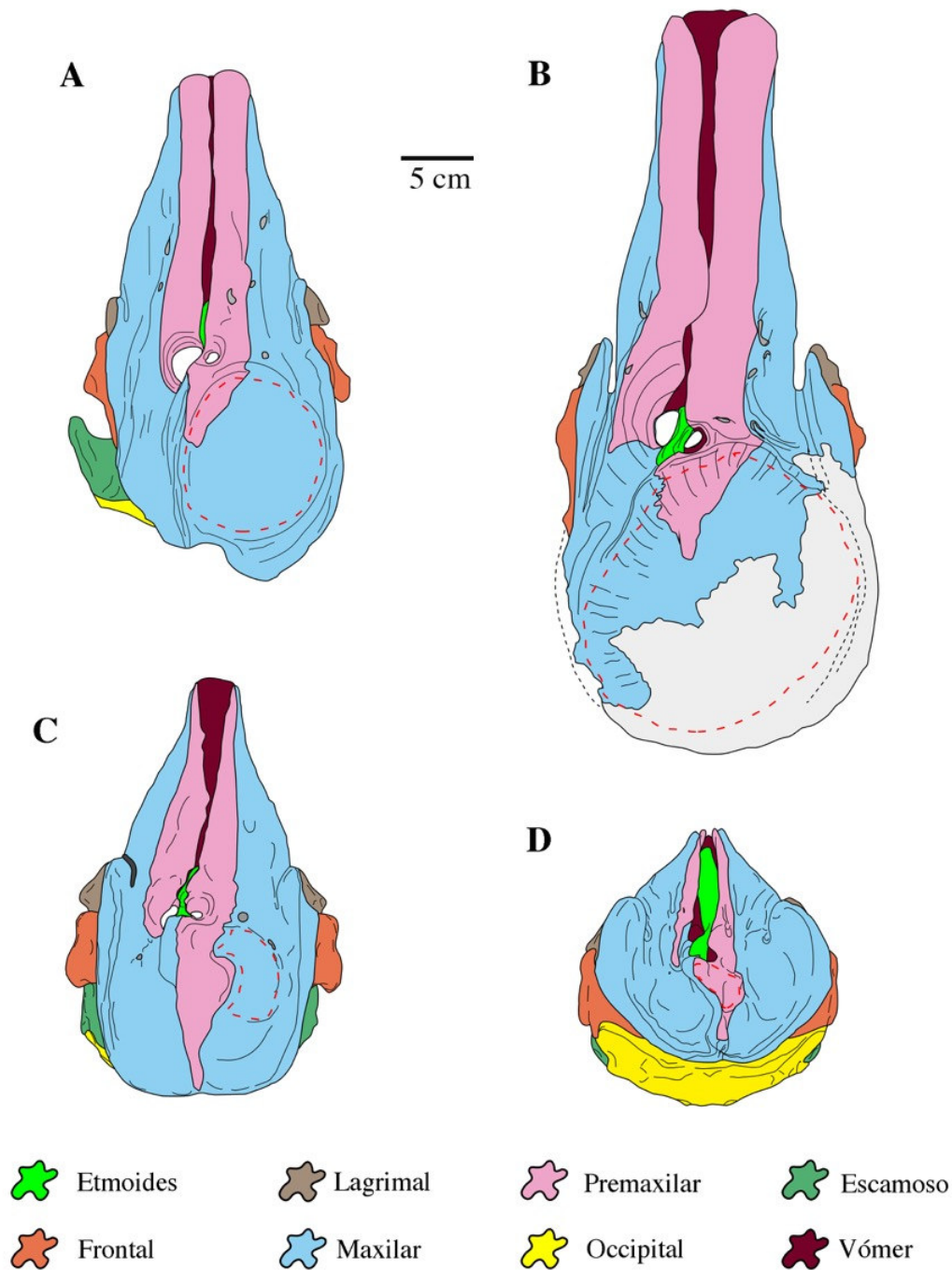


Figura 17. Comparación entre distintos cráneos de kógidos en vista dorsal. *Scaphokogia* sp. nov. (MUSM 973), A; *Scaphokogia cochlearis* (MHN PPI 229), B; *Nanokogia isthmia* (UF 280000), C; *Kogia sima*, D (LACM 47142). Las líneas en rojo denotan la extensión de la fosa premaxilar. Las áreas en gris no se encuentran conservadas y han sido reconstruidas con yeso en los especímenes. Ilustraciones en base a Velez-Juarbe et al. (2015) y Muizon (1988), la ilustración de MUSM 973 fue hecha directamente en base a fotografías del espécimen.

6.5.2 Maxilares

Al igual que todos los physeteroideos, *Scaphokogia* sp. nov. posee una cuenca supracraneal en la superficie dorsal del cráneo formada predominantemente por los maxilares (Figura 17), una marcada asimetría de las narinas externas y al poseer una muesca antorbital; sin embargo, como en los demás kógididos, la muesca se encuentra transformada en un surco estrecho. *Scaphokogia* sp. nov. es similar al resto de kógididos al poseer tres o cuatro forámenes infraorbitales en el maxilar derecho de tamaño reducido; un maxilar derecho que llega al plano sagital del cráneo en la cresta occipital de la cuenca supracraneal; ausencia del ensanchamiento de la cuenca supracraneal sobre la órbita derecha; y margen lateral del proceso supraorbital del maxilar que se encuentra engrosado dorsoventralmente, creando una pared subvertical.

Scaphokogia sp. nov. es similar a *S. cochlearis* al poseer el rostro proyectado ventralmente (Figura 18), los maxilares expuestos dorsalmente más de la mitad del rostro, más angostos que los premaxilares; presentar los alveolos maxilares muy reducidos; y poseer el surco antorbital fuera de la cuenca supracraneal.

Scaphokogia sp. nov. es similar también a *Kogia* y *Nanokogia*, pero difiere con *Aprixokogia* y *Koristocetus* al no poseer alveolos en los maxilares. Dorsalmente, las crestas maxilares en *Scaphokogia* sp. nov. difieren con *S. cochlearis* al ser relativamente más altas. La cresta occipital de *Scaphokogia* sp. nov. y *S. cochlearis* se proyecta posteriormente por encima de las cuencas supracraneales y presenta un reborde plano, a diferencia de *Kogia* o *Nanokogia* que no poseen dicha proyección. La cuenca supracraneal de *Scaphokogia* sp. nov. y *S. cochlearis* posee una forma redondeada y ocupa gran parte de la región

dorsal del cráneo; a diferencia de *Kogia* o *Praekogia*, que poseen una cuenca supracraneal arriñonada que ocupa predominantemente la región derecha del cráneo.

6.5.3 Palatinos

Los palatinos en *Scaphokogia* sp. nov. son similares a *S. cochlearis* debido a la forma semi-triangular de los mismos y su superficie convexa. Difiere con *S. cochlearis*, en que ambos palatinos se encuentran divididos debido a una pequeña proyección medial de los maxilares. Difiere con *Kogia*, pero son similares a *S. cochlearis* y *Nanokogia isthmia*, debido a que el borde anterior de los palatinos se encuentra poco definido debido al grado de fusión o anquilosamiento con los maxilares.

6.5.4 Lacrimojugal

Como en los demás physeteroideos derivados, el lacrimal y el jugal se encuentran fusionados. *Scaphokogia* sp. nov. se diferencia de todos los demás kógidos al poseer una proyección posterior del lacrimojugal muy corta entre el frontal y el maxilar (Figura 18). Similar a *S. cochlearis* el lacrimojugal se encuentra comprimido formando el proceso preorbital que en vista lateral presenta forma triangular, con una pequeña proyección ventral, a diferencia de *Kogia* y *Nanokogia* que la poseen bastante elongada. Difiere con *Kogia* al poseer una superficie ventral del lacrimojugal bastante angosta, sitio de anclaje del músculo masetero.

6.5.5 Frontal

Scaphokogia sp. nov. difiere con *Kogia* al poseer el frontal conformando gran parte de la fosa temporal, y poseer el surco frontal proyectado anterolateralmente. Al igual que en *Kogia* y *Aproxokogia*, la sutura entre el frontal y el maxilar de *Scaphokogia* sp. nov. forma un ángulo de 30 grados con la horizontal o eje longitudinal del cuerpo, y el proceso postorbital del frontal se encuentra muy extendido ventralmente, alcanzando una altura similar a la del proceso cigomático del escamoso. La órbita del ojo (nivel dorsoventral del proceso preorbital) se encuentra por debajo del extremo dorsal del rostro, como en *S. cochlearis*, a diferencia de la mayoría de kógidos.

6.5.6 Región temporal

La fosa temporal de *Scaphokogia* sp. nov. es similar a *S. cochlearis* al poseer un aspecto rectangular, encontrarse por debajo de la mitad del punto más alto del cráneo; y ser anteroposteriormente más larga que la distancia entre el proceso preorbital y la pared anterior de la misma fosa temporal. Difiere con *Kogia* al poseer una fosa desarrollada, cóncava y profunda, que evidencia un mayor desarrollo de los músculos temporales (Figura 18).

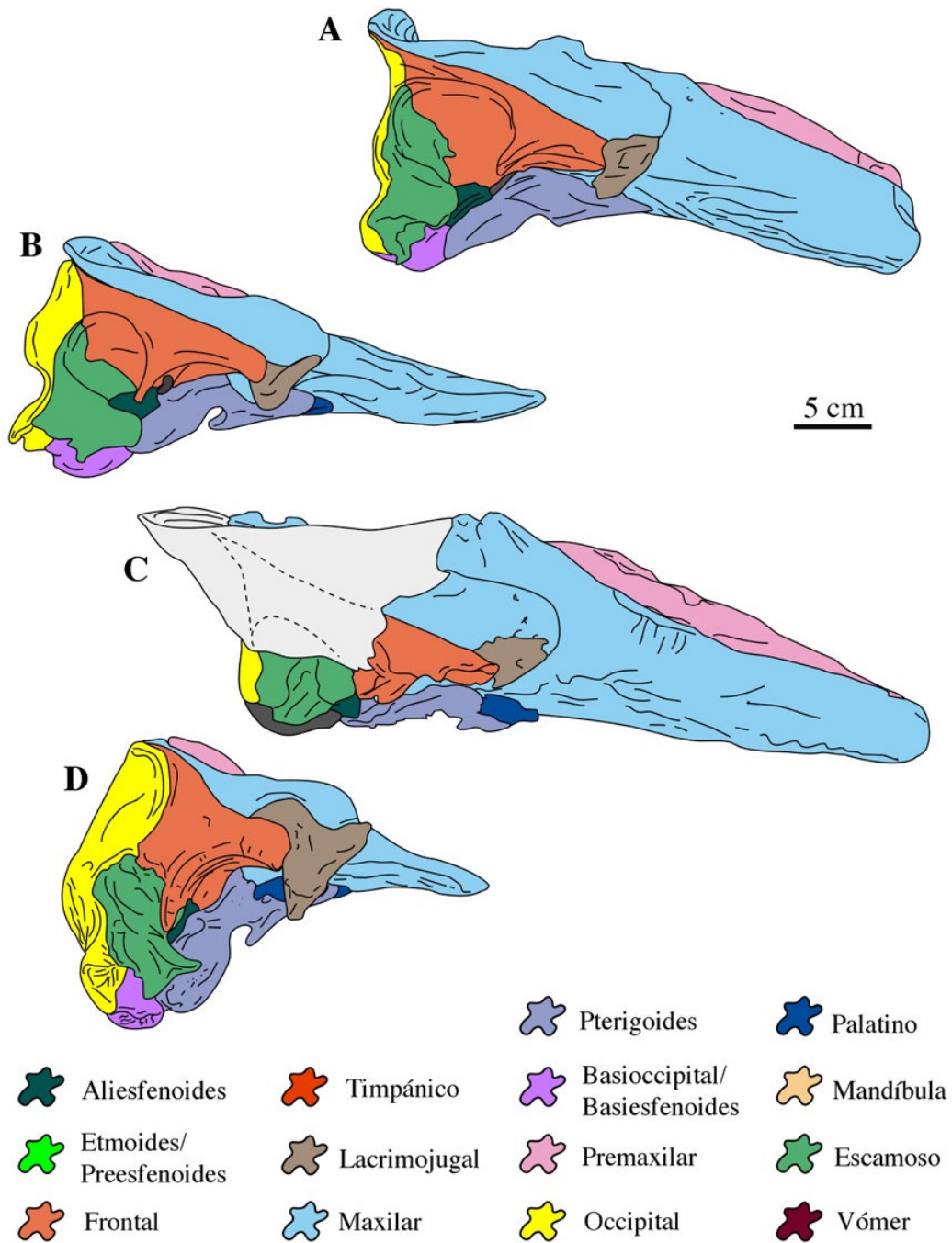


Figura 18. Comparación entre distintos cráneos de kógidos en vista lateral. *Scaphokogia* sp. nov. (MUSM 973), A; *Nanokogia isthmia* (UF 280000), B; *Scaphokogia cochlearis* (MHN PPI 229), C; *Kogia sima*, D (LACM 47142). Las áreas en gris no se encuentran conservadas y han sido reconstruidas con yeso en los especímenes. Ilustraciones en base a Velez-Juarbe et al. (2015) y Muizon (1988), la ilustración de MUSM 973 fue hecha directamente en base a fotografías del espécimen.

6.5.7 Vómer

Scaphokogia sp. nov. es similar a *S. cochlearis* al poseer un surco mesorostral cerrado hasta el límite anterior de las narinas externas, y poseer una hipertrofia del canal mesorostral que crea una cavidad interna que ocupa más de la mitad del ancho del rostro. Difiere de *Kogia*, *Nanokogia*, *Koristocetus* y *Aprixokogia* al poseer un vómer muy engrosado debido a la osteosclerosis y una exposición anterior a manera de cuña entre ambos maxilares. Similar a otros kógidos, la exposición ventral del vómer se limita a una pequeña tira entre los maxilares (Figura 19).

6.5.8 Etmoides y Preesfenoides

Scaphokogia sp. nov. difiere con *Kogia* o *Nanokogia* al poseer una exposición ventral del etmoides y el preesfenoides reducida a una línea muy delgada entre el vómer y el basiesfenoides.

6.5.9 Pterigoides

El pterigoides de *Scaphokogia* sp. nov. es prominente y de gran tamaño, mucho mayor al de la mayoría de kógidos conocidos (Figura 19), de forma similar al de *Nanokogia*. El hamulus del pterigoides es bastante prominente como en *Nanokogia*, difiriendo en que los extremos laterales son redondeados en *Scaphokogia* sp. nov. En *Kogia*, la superficie ventral del pterigoides es plana y lisa en la región hamular; sin embargo, *Scaphokogia* sp. nov. presenta una superficie convexa irregular debido al gran desarrollo de la paquiostosis. Las

crestas faringéales en *Scaphokogia* sp. nov. se encuentran bastante desarrolladas y son moderadamente más robustas que en *Kogia*.

6.5.10 Aliesfenoides

El aliesfenoides presenta un aspecto triangular en vista ventral, similar a *Kogia*, y presenta una proyección lateral entre el frontal y el escamoso como en *S. cochlearis*. El foramen oval se dirige lateralmente y se encuentra ligeramente comprimido dorsoventralmente como en *Nanokogia*.

6.5.11 Escamoso

En vista ventral, el escamoso de *Scaphokogia* sp. nov. tiene un aspecto cuadrangular, similar a *Praekogia*, diferenciándose de *Kogia*, que posee un escamoso anteroposteriormente comprimido. La región cigomática de *Scaphokogia* sp. nov. es similar al resto de kógidos al poseer un proceso cigomático triangular con el margen dorsal arqueado dorsalmente en su porción posterior. Es similar a *S. cochlearis* al poseer un proceso postglenoideo del escamoso de longitud similar al proceso post-timpánico. Es similar a *Aprixokogia*, *Kogia* y *Nanokogia* al poseer la proporción entre el largo horizontal del proceso cigomático del escamoso y el ancho bicigomático menor a 0.35. Difiere del resto de kógidos al no poseer una muesca ancha posterior al proceso postglenoideo del escamoso, para el elongado proceso posterior del timpánico.

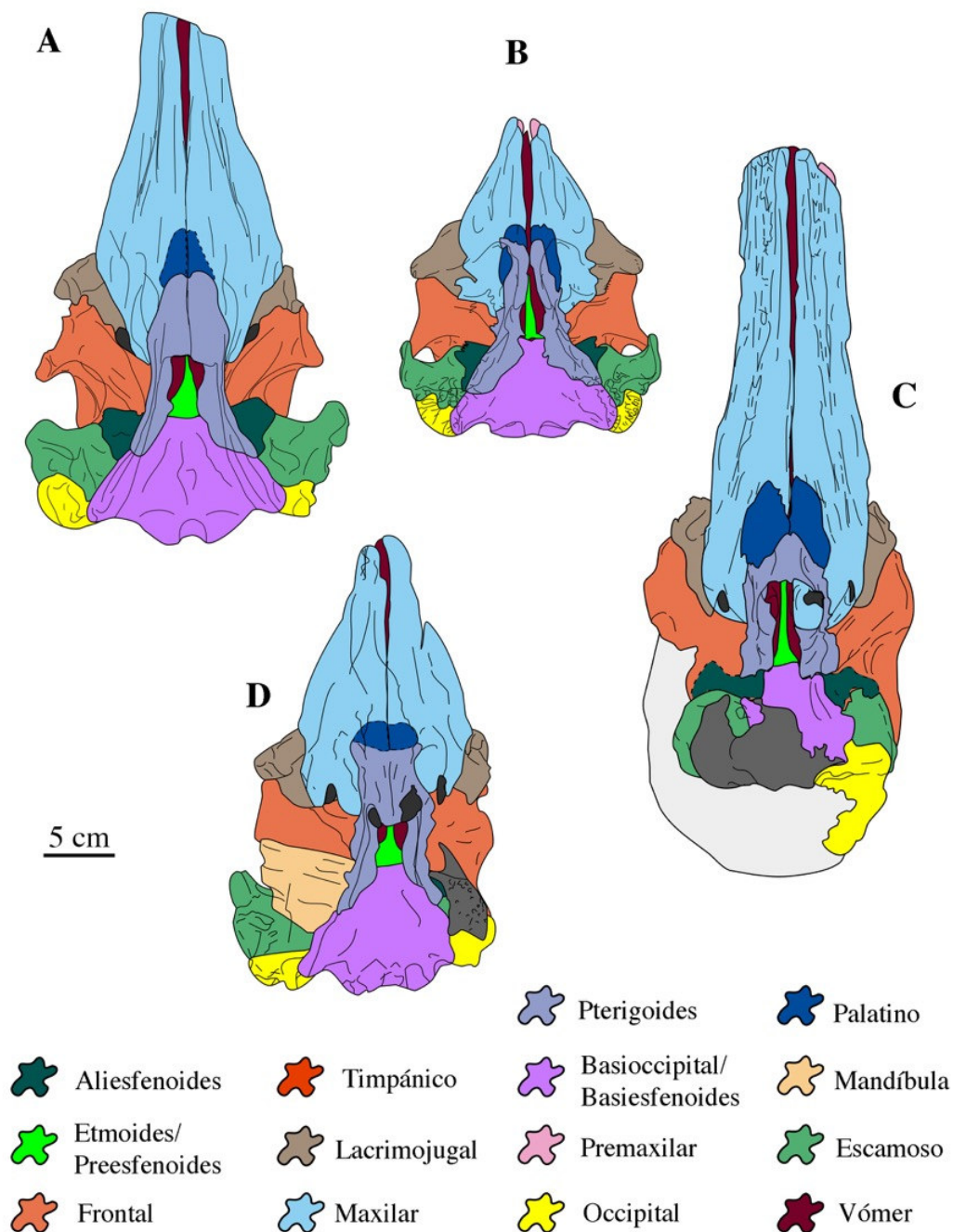


Figura 19. Comparación entre distintos cráneos de kógidos en vista ventral. *Scaphokogia* sp. nov. (MUSM 973), A; *Kogia sima*, B (LACM 47142); *Scaphokogia cochlearis* (MHN PPI 229), C; *Nanokogia isthmia* (UF 280000), D. Las líneas en rojo denotan la extensión de la fosa premaxilar. Las áreas en gris no se encuentran conservadas y han sido reconstruidas con yeso en los especímenes. Ilustraciones en base a Velez-Juarbe et al. (2015) y Muizon (1988), la ilustración de MUSM 973 fue hecha directamente en base a fotografías del espécimen.

6.5.12 Región Occipital

La región occipital en *Scaphokogia* sp. nov. y *S. cochlearis* es notoriamente convexa, intensificándose la condición debido a que la cresta occipital se proyecta posteriormente detrás del nivel de los cóndilos occipitales. El foramen magnum tiene forma ovoide invertida, a diferencia de *S. cochlearis* o *Nanokogia* que poseen un foramen elipsoide. *Scaphokogia* sp. nov. es similar a *S. cochlearis* al poseer una muesca odontoidea de forma trapezoidal; una proyección anteroventral del rostro frente a los cóndilos occipitales; poseer los procesos paraoccipitales orientados posterolateralmente con un aspecto convexo; y una muesca yugular bastante profunda. Difiere con *S. cochlearis* al poseer el escudo occipital formando un ángulo de aproximadamente 90°, y al no tener la superficie para la inserción de los músculos rectos lisa, sino poseer dos pequeñas muescas que separan las inserciones de los músculos recto anterior y recto lateral.

6.5.13 Timpánico

La bulla timpánica de *Scaphokogia* sp. nov. es proporcionalmente pequeña en comparación al cráneo, a diferencia del resto de odontocetos que la poseen bastante desarrollada. Difiere con *Kogia* al poseer una bulla timpánica de aspecto bulboso, sin deformación de las prominencias posteriores o compresión lateral; una prominencia posterior externa de mayor tamaño a la interna; una muesca interprominental incipiente, con una verdadera abertura solo en la región posterior; poseer el límite posterior de la prominencia posterior interna de manera achatada; y poseer el límite ventral de la prominencia posterior externa

proyectado anteriormente a manera de saliente o cresta para formar el límite posterior del surco lateral (Figura 20). *Scaphokogia* sp. nov. posee un proceso posterior similar a *Kogia* que se encuentra hipertrofiado, a manera de embudo. *Scaphokogia* sp. nov. posee un involucrum con una notoria paquiostosis y una depresión ventral similar a *Zygophyseter* o *Acrophyseter*.

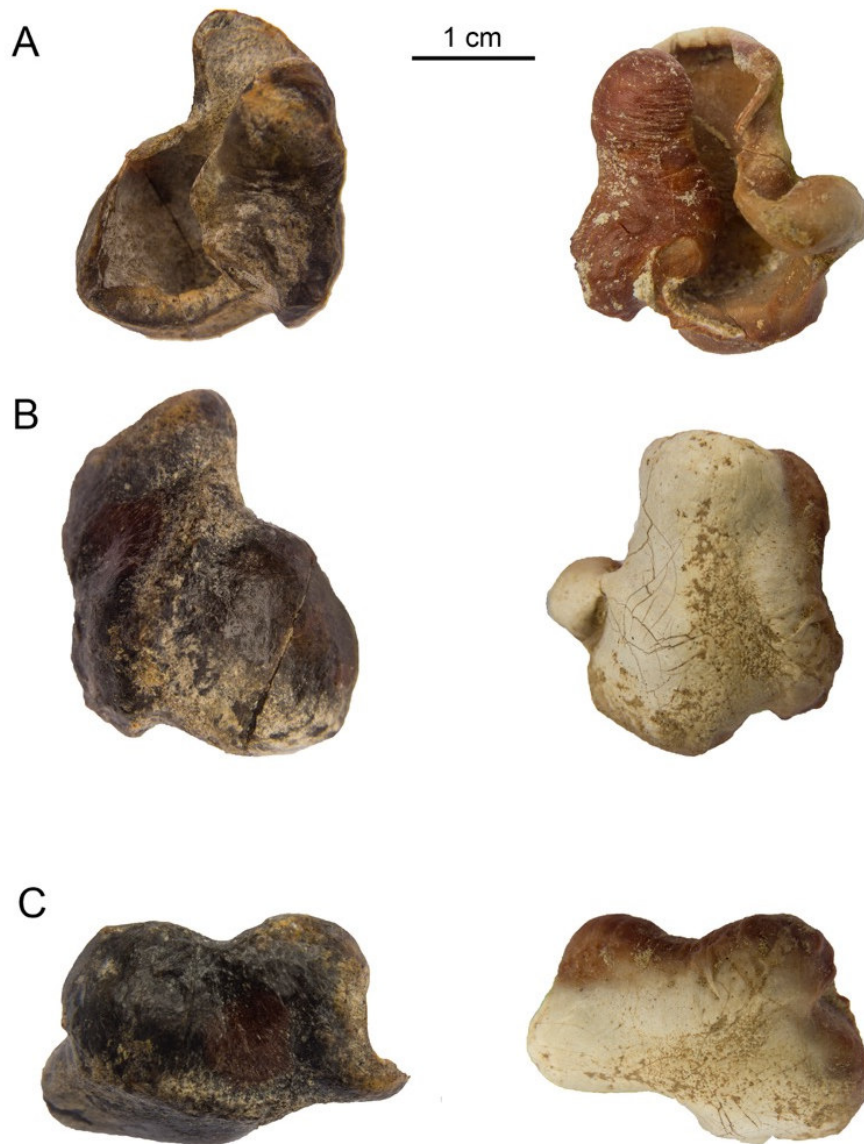


Figura 20. Comparación entre timpánicos de kógidos: *Scaphokogia* sp. nov. MUSM 973 (izquierda) y Kogiinae indet. MUSM 2362 (derecha). Vista dorsal, A; ventral, B; y medial, C.

7 DISCUSIÓN

7.1 Filogenia e historia evolutiva de Kogiidae

La topología general del árbol consenso resultó similar a los análisis publicados (Boersma & Pyenson, 2015; Lambert et al., 2016, 2010; Vélez-Juarbe et al., 2015) en donde se reconocen a los tres clados de physeteroideos: Kogiidae, Physeteridae y el clado de los “cachalotes hipercarnívoros” (Figura 12). Los Pan-Physeteroidea se encuentran bastante bien soportados y los análisis moleculares indican que son el grupo que diverge más tempranamente del resto de Odontoceti (Synrhina) durante el Eoceno/Oligoceno hace unos 33-31 millones de años (Geisler et al., 2011; McGowen et al., 2009). El primer physeteroideo en divergir es *Eudelphis mortezelensis* del Mioceno medio de Bélgica; sin embargo, otros physeteroideos mucho más derivados como *Diaphorocetus poucheti* o *Placoziphius duboisi* ya se encontraban presentes durante el Mioceno temprano. Todos estos animales ya exhiben las características diagnósticas del grupo como el desarrollo de la asimetría de las narinas óseas y la presencia de una cuenca supracraneal de gran tamaño para albergar un complejo nasal bastante desarrollado. Sin embargo, estas características no se encuentran tan evidentes como en los physeteroideos más derivados. La cuenca supracraneal en *Eudelphis* tiene aspecto cuadrangular y las crestas maxilares que la limitan se encuentran poco desarrolladas. Debido a la falta de fósiles de physeteroideos del Oligoceno, la historia basal del grupo y la condición ancestral de estos animales continua desconocida. El único physeteroideo del Oligoceno conocido es *Ferecetotherium kelloggi* de la Formación Maikop (28-23 Ma.) de Azerbaiyán. Este animal solo se conoce por restos no diagnósticos que incluyen mandíbula, fragmentos de cráneo y miembros (Mchedlidze, 1970). Sin embargo, la

presencia de este physeteroideo típico en el Oligoceno apunta a que estos animales divergen del resto de odontocetos durante la transición Eoceno/Oligoceno.

Al igual que en análisis anteriores (Boersma & Pyenson, 2015; Lambert et al., 2016; Vélez-Juarbe et al., 2015) se recuperó a las formas raptorales como un grupo monofilético (Figura 12), con la adición de dos nuevas sinapomorfias: presencia de un escudo occipital plano, desviado del plano del cráneo y proceso dorsal del periotico dorsalmente corto. Este clado incluye a *Zygophyseter*, *Brygmophyster* y *Acrophyseter*, con la adición *Aulophyseter* “*Patagophyseter*” *rionegrensis* como el miembro más basal del linaje. El otro clado incluye al resto de physeteoides y a *Livyatan melvillei*. La posición de *Livyatan* siempre ha recaído como grupo hermano de los physeteroideos más derivados (Lambert et al., 2010). Sin embargo, análisis más recientes lo recuperan como parte del linaje macroraptorial como grupo hermano de *Acrophyseter* (Collareta et al., 2017). *Livyatan* presenta características que lo vinculan al linaje de *Acrophyseter* tales como la presencia de una gran fosa temporal, la reducción en el número de dientes mandibulares (*Livyatan* posee 11 dientes, el número más bajo entre los physeteroideos conocidos), una dentición hipertrofiada con retención de esmalte en la corona; sin embargo, características como la gran extensión de la cuenca supracraneal, la reducción del tamaño del proceso falciforme del escamoso y el proceso cigomático corto también lo vinculan con los physeteroideos más derivados. El principal problema radica en que el holotipo y único fósil de *Livyatan* conocido es bastante fragmentario y carece del 40% de caracteres codificables

de physeteroideos; entre ellos, todos los que definen al linaje raptorial y solo tres que lo vinculan al resto de physeteroideos.

Molecularmente se ha propuesto que los Physeteridae y Kogiidae divergen durante el Oligoceno entre 27-21 millones de años (Meredith et al., 2011; Steeman et al., 2009). Esto es congruente con el registro fósil, debido a que los Physeteridae ya se encuentran representados durante el Mioceno temprano y la divergencia con los Kogiidae debió haberse dado mucho antes (Figura 21, A). Se reconoce a *Physeter*, *Aulophyseter* e *Idiophyseter* como Physeteridae; la cercanía entre estos tres taxones ha sido reconocida mucho antes de los primeros análisis filogenéticos debido a lo similar de su morfología. La anatomía craneal del *Aulophyseter* e *Idiophyseter* indica que estos animales tenían una ecología bastante similar a *Physeter*, debido a la ausencia de dientes superiores, reducción del arco cigomático y posición baja de la fosa temporal, por lo que estos animales podrían haber ya desarrollado la succión especializada en calamares. Otros taxones anteriormente reconocidos como Physeteridae como *Orycterocetus crocodilinus* (Lambert et al., 2016) cayeron fuera de este clado, de manera similar a otros análisis previos (Boersma & Pyenson, 2015).

Los Kogiidae son la familia mejor soportada en todas las filogenias, debido a la gran cantidad de sinapomorfías del grupo. El kógido más antiguo conocido es *Thalassocetus antwerpiensis*, del Serravalliense (13-11 Ma.) de Bélgica (Abel, 1905; Lambert, 2008). Los restos de este animal son extremadamente fragmentarios y se reducen a una región orbital, con porciones del maxilar, frontal y fragmentos de la cresta occipital. Adicionalmente otros restos muy

fragmentarios han sido atribuidos a este género (Deinse, 1946), pero no aportan mayor evidencia. Este animal ya exhibe características típicas de un kógido tales como la reducción en el tamaño de la cuenca supracraneal, la ausencia de ambos nasales, la presencia de una cresta sagital, reducción de la fosa temporal y ausencia del contacto entre el proceso cigomático del escamoso y su lacrimojugal correspondiente. Durante el Tortoniano-Messianense (11-5 Ma.) los kógidos exhiben una alta diversidad, con al menos 7 especies conocidas a lo largo del mundo, de las cuales 4 están presentes en la Formación Pisco. El miembro más basal de los kógidos es *Aprixokogia kellogi* del Plioceno de Carolina del Norte (EE.UU.). Este animal es altamente plesiomórfico, debido a que retiene características basales que lo acercan a los Physteridae. La región dorsal de *Aprixokogia* exhibe una compresión anteroposterior del cráneo similar a los physteroides basales, una asimetría moderada de las narinas y la región posterior a las narinas de la cuenca supracraneal bastante similar a la de los physteridos primitivos; a excepción de la cresta sagital, sinapomorfía de los kógidos. La característica más resaltante de *Aprixokogia* es la evidente reducción primaria de la cuenca supracraneal debido a la presencia de la cresta sagital y el receptáculo del espermaceti o fosa premaxilar compartida entre la región lateral de la cresta sagital y el maxilar derecho (Vélez-Juarbe et al., 2015).

No es claro si la cresta sagital de los kógidos es homóloga con la presente en el resto de artiodáctilos. La cresta sagital en diversos grupos de mamíferos es una protuberancia ectocraneal que ocurre a lo largo de la sutura sagital y sirve como punto de anclaje extendido de los músculos temporales (Balolia et al., 2017; Owen, 1835). Debido a la falta de registro fósil, es incierto si la cresta sagital en

kógidos es una retención de la condición ancestral o una característica nueva, desarrollada por el grupo. En los Basilosauridae como *Zygorhiza*, existe una cresta sagital bastante desarrollada (Martínez-Cáceres et al., 2017). En los odontocetos debido a la telescopía craneal la cresta sagital ha desaparecido, incluso en formas basales como *Olympicetus avitus* (Vélez-Juarbe, 2017). Sin embargo, otros como *Mirocetus riabinini* si presentan una cresta sagital desarrollada, junto a la telescopía presente (Sanders & Geisler, 2015).

Los Scaphokogiinae y los Kogiinae aparecen abruptamente durante el Mioceno tardío, presentando características altamente derivadas (Figura 21, B). No se conocen restos fósiles de kógidos anteriores al Serravaliense; sin embargo, debido a la alta cantidad de características especializadas la divergencia entre ambos grupos debió haberse dado en algún punto entre el fin del Oligoceno y el Mioceno medio. Los Kogiinae están conformados por *Koristocetus pescei*, *Nanokogia isthmia*, *Praekogia cedrosensis*, *Kogia pusilla*, *K. bevriceps* y *K. sima*. Este grupo de physeterideos es fácilmente distinguible por el aspecto puntiagudo del rostro, de largo menor al ancho bicigomático y haber sufrido una reducción secundaria del espermaceti (Vélez-Juarbe et al., 2015). *Koristocetus pescei* es el miembro más basal del clado y exhibe características primitivas tales como la retención de dientes en el maxilar, así como el rostro alargado. La posición de *Kogia pusilla*, recae fuera del grupo corona y es basal a *Praekogia* o *Nanokogia*, lo que indicaría que se trataría de un linaje distinto a los modernos *Kogia*. El siguiente nodo coincide con análisis anteriores donde se agrupa a *Nanokogia*, *Praekogia* y a las dos especies actuales de *Kogia*.

El otro clado de kógidos, los Scaphokogiinae hasta ahora solo es conocido de la Formación Pisco, lo que podría evidenciar que este grupo de animales evolucionó para aprovechar los ambientes marinos del Pacífico sudamericano. Restos atribuidos a *Scaphokogia* han sido reportados en Chile (Pyenson et al., 2014). Sin embargo, debido a lo fragmentario del material no es posible corroborar la afinidad de los fósiles. a excepción de unos pocos restos mal conservados. Los Scaphokogiinae se caracterizan por presentar una reducción primaria del espermaceti; sin embargo, a diferencia de *Aprixokogia*, la cuenca supracraneal se encuentra excavada y desvía completamente a la cresta sagital. Otras condiciones particulares del grupo incluyen la presencia de un escudo occipital cóncavo, la proyección posterior de la cresta occipital, desviación de la cresta sagital y la hipertrofia del canal mesorostral. MUSM 3405 es el miembro más basal del clado, reteniendo características basales tales como la retención de dientes en el maxilar y un desarrollo menor del proceso/muesca antorbital, frente a los otros miembros del clado. Una característica peculiar de este taxón es la forma aguzada y aplanada del rostro, similar a Kogiinae o a *Aprixokogia*, por lo que MUSM 3405 podría estar reteniendo las características basales de Kogiidae. *Scaphokogia* sp. nov. y *S. cochlearis* comparten características mucho más derivadas, siendo el desarrollo tubular del rostro la más notoria. La principal diferencia entre ambas especies radica en el desarrollo de la cuenca supracraneal, aparte del evidente mayor tamaño de *S. cochlearis*. *Scaphokogia* sp. nov. es el primer kógido fósil de cuyo timpánico es conocido y refleja una gran cantidad de características altamente autapomórficas, en su mayoría producto del alto aumento de la densidad ósea. La bulla timpánica de *Scaphokogia* sp. nov. presenta una placa timpánica lisa de forma bulbosa, que

aísla la región dorsal del timpánico, reduciendo las prominencias posteriores lo que podría evidenciar una adaptación a aguas profundas o un incremento en la capacidad de transmisión sonora (De Buffrénil et al., 2004).

Contrastando con la distribución cosmopolita de los modernos *Kogia*, los kógidos fósiles han sido en su mayoría hallados en la región del Pacífico este. Solo se conocen otros dos casos de kógidos fuera del Pacífico: *Thalassocetus* de Bélgica y *Kogiopsis* de Florida, ambos extremadamente fragmentarios. La localidad tipo de *Nanokogia isthmia* a pesar de encontrarse en la actualidad en el Caribe, durante el Mioceno tardío se encontraba conectada con el Pacífico sur (O'Dea et al., 2016). La mayoría de kógidos fósiles han sido hallados en localidades cuyos ambientes reflejan zonas costeras y de mares poco profundos, por lo que la gran diversidad de estos animales observada durante el Mioceno tardío podría representar una gran adaptación a ambientes marinos que desaparecieron hasta la actualidad. Este patrón de distribución y diversidad también se encuentra en el resto de physeteroideos fósiles, con la mayoría de éstos presentes en el Pacífico.

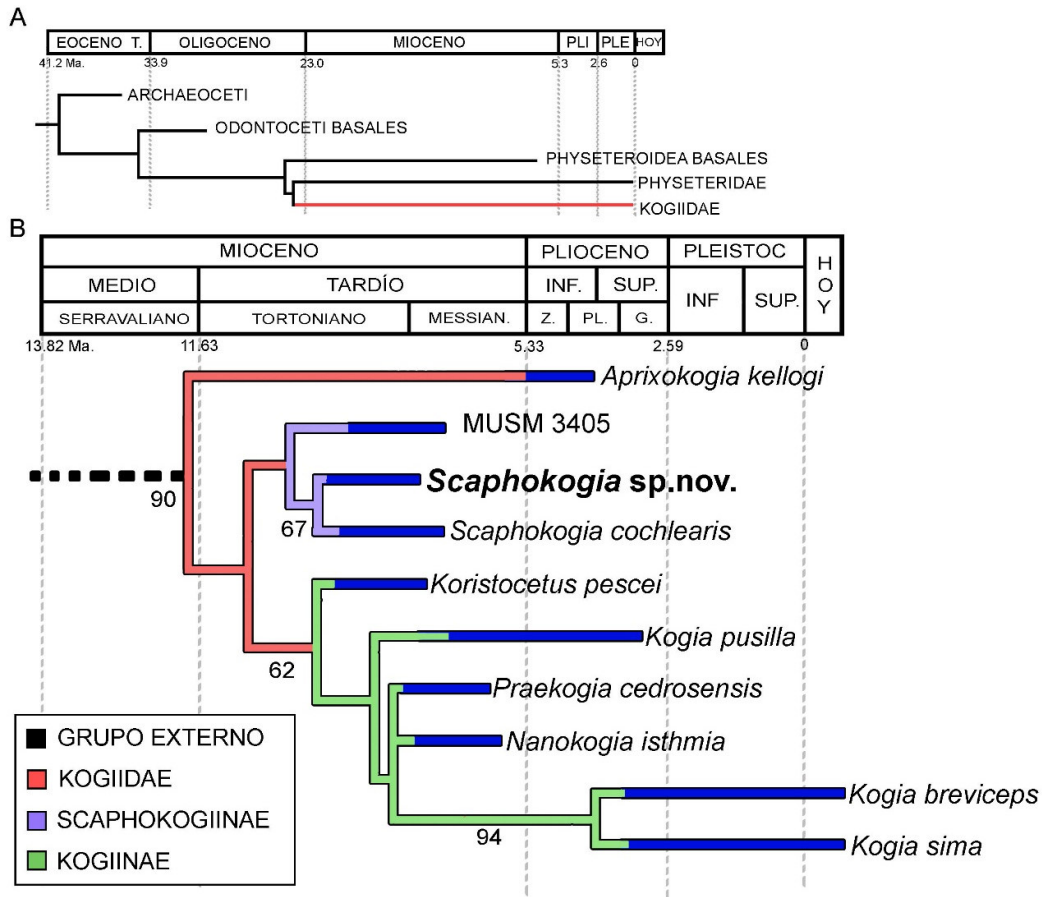


Figura 21. Filogenia calibrada en el tiempo de los Kogiidae.

Filogenia calibrada en el tiempo mostrando la posición filogenética de Kogiidae dentro de Physterioidea (A) y relación con los cetáceos basales. Los datos de divergencias se basan en Geisler et al. (2011). Filogenia calibrada (B) en el tiempo mostrando las relaciones de parentesco entre las diversas especies de Kogiidae (rojo). Se muestran los dos grandes clados de Kogiidae: Scaphokogiinae (morado) y Koginae (verde). Las líneas continuas de color azul indican el rango temporal de cada especie y los números en la parte inferior de las ramas indican el soporte *bootstrap*.

7.2 Evolución del cráneo en Kogiidae

7.2.1 Complejo Nasal y Cuenca Supracraneal

La morfología craneal de los modernos *Kogia* contrasta notoriamente con la de *Physeter* debido a la distinta función, tamaño y desarrollo del complejo nasal, especialmente del espermaceti. Mientras en *Physeter* el espermaceti se encuentra hipertrofiado y supera las 12 toneladas, en *Kogia* el espermaceti ha sufrido una reducción secundaria quedando restringido solo a la fosa premaxilar en la región dorsal del cráneo. En el caso del melón, en *Physeter* se restringe a la región del rostro, comprimido dorsalmente por el espermaceti; mientras que en *Kogia* ocupa gran parte de la superficie dorsal del rostro con una proyección triangular anterodorsal. Al igual que la cubierta vocal y los labios fónicos, ambos órganos pueden ser controlados por tendones y músculos faciales, creando el gran espectro sonoro de estos animales (Harper et al., 2008; Mead, 1975). Sin embargo, en *Physeter* el control es muy limitado debido al tamaño del complejo nasal (Norris & Harvey, 1972).

El origen de este complejo nasal continúa siendo debatido, puesto que los physeteroideos más basales como *Eudelphis* ya presentan un notorio desarrollo de la cuenca supracraneal (Lambert, 2008). Debido a esto las filogenias indican que el espermaceti gigante sería la condición basal del grupo (Figura 22). Los cachalotes hipercarnívoros como *Acrophyseter* presentan un mayor desarrollo de la cuenca supracraneal en el lado derecho del cráneo, proyectándose sobre la órbita derecha. Sin embargo, el rostro de estos animales es convexo, afinándose anteriormente, por lo que el rostro no podría haber soportado un gran complejo nasal y el límite anterior de éste estaría a nivel de la base del rostro.

En el caso de *Livyatan* y *Physeter*, la cuenca supracraneal se extiende hasta el rostro, evidenciando un gran desarrollo del espermaceti y el melón. Sin embargo, las inserciones musculares a nivel del proceso antorbital y la cresta maxilar evidencian que los músculos encargados de la modulación sonora se encuentran poco desarrollados.

Los kógididos se diferencian del resto de physeteroideos debido a la reducción de su cuenca supracraneal (Figura 22). *Aprixokogia kellogi* presenta la condición más basal del grupo debido a su cuenca supracraneal de aspecto rectangular, similar a la de *Physeter*. La cresta sagital en *A. kellogi* se encuentra desviada hacia el lado izquierdo del cráneo (Whitmore & Kaltenbach, 2008), reduciendo su tamaño hacia la región posterior del cráneo. La fosa premaxilar de este animal tiene aspecto arriñonado, extendiéndose entre el maxilar y premaxilar derecho. Los Kogiinae más derivados presentan una reducción de la base del espermaceti restringiéndolo a la fosa premaxilar. *Nanokogia isthmia* presenta una condición bastante basal, teniendo aún la fosa premaxilar predominantemente en el maxilar derecho, debido a la cresta sagital convexa. En *Praekogia cedrosensis* la fosa premaxilar ya ocupa gran parte de la región premaxilar y la cresta sagital aparece excavada. En *Kogia* se presenta la condición más derivada reduciéndose la fosa premaxilar a un simple receptáculo excavado en la cresta sagital.

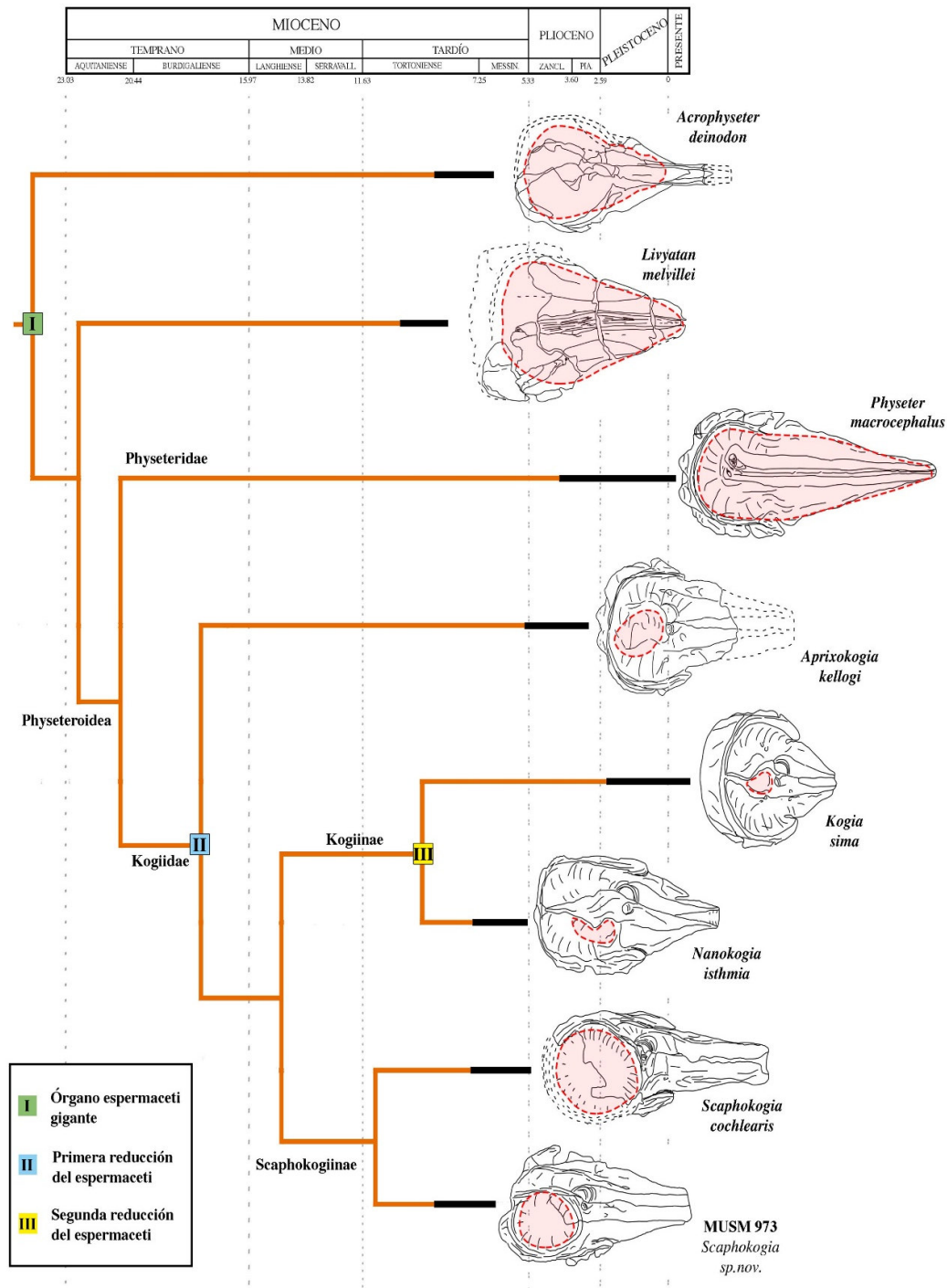


Figura 22. Filogenia calibrada en el tiempo mostrando la variación en la forma de la región dorsal del cráneo en Physeteroidea y la reducción de la cuenca supracraneal/fosa premaxilar (rojo). Las líneas en color negro indican el rango temporal conocido de cada especie. Las ilustraciones fueron hechas directamente en base a fotografías de los holotipos.

El cráneo de *Scaphokogia* sp. nov. difiere notoriamente con *Kogia* al poseer la fosa maxilar izquierda reducida y la fosa premaxilar fusionada a la fosa maxilar derecha, formando un solo receptáculo para el espermaceti. En *Kogia*, las fosas maxilares junto a las crestas maxilares sirven como punto de inserción para los músculos que modulan el complejo nasal, especialmente los labios fónicos y el espermaceti (Clarke, 2003; Thornton et al., 2015). La pérdida de fosas maxilares es mucho más notoria en *S. cochlearis* debido al gran tamaño de la cuenca supracraneal; sin embargo, las crestas maxilares se proyectan por sobre el nivel del resto de cráneo evidenciando que, si bien las fosas maxilares se redujeron la inserción muscular se desplazó laterodorsalmente debido al mayor tamaño del espermaceti. En *S. cochlearis* y *Scaphokogia* sp nov. existe un punto adicional de inserción muscular debido a que los surcos antorbitales no ingresan dentro de la cuenca y la recorren exteriormente, este reborde es mucho más pronunciado en el maxilar derecho, a nivel del proceso antorbital.

El espermaceti de *Scaphokogia* es mucho mayor al de otros kógididos. En *Kogia* el espermaceti sirve como un transmisor de la energía sonora desde los labios fónicos hasta la región caudal del melón (Clarke, 2003; Karol et al., 1978). Sin embargo, la función de este órgano es mucho más compleja, debido a que posee regiones con una densidad de lípidos variables y distintas propiedades acústicas, así como la capacidad de modificar su forma gracias a los músculos faciales, modificando la transmisión sonora (Thornton et al., 2015). Estos músculos faciales pueden comprimir o expandir el espermaceti parcialmente aumentando el área en que la energía acústica puede ser contenida (Mckenna et al., 2012). Sin embargo, la principal función de los músculos sería incrementar la presión a

nivel de este órgano para potenciar la propagación sonora (Goold & Clarke, 2000).

El aspecto cóncavo y plano del rostro de *Scaphokogia* indica que servía de soporte para el melón, pero que éste no se proyectaba posteriormente. En *Kogia* y el resto de odontocetos, el melón actúa focalizando la onda sonora modificando ligeramente su forma de acuerdo al tipo de emisión que el animal produzca. El mayor tamaño del espermaceti de *Scaphokogia*, así como las grandes inserciones musculares, responsables del control del espermaceti y el melón alrededor de la cuenca supracraneal indican que la capacidad sonora de este animal se encontraba mucho más desarrollada que en *Kogia*. No se conocen estructuras en el material conservado que indiquen el tamaño y desarrollo de los labios fónicos; sin embargo, en *Physeter* y *Kogia* el tamaño es bastante reducido y capaz de producir una gran gama de frecuencias, por lo que *Scaphokogia* pudo haber tenido una capacidad similar.

7.2.2 Rostro y Canal Mesorostral

El desarrollo del canal mesorostral hipertrofiado es una característica única de los Scaphokogiinae. En otros cetáceos el surco mesorostral es una pequeña abertura entre ambos premaxilares donde se aloja el cartílago mesorostral; este cartílago se ha interpretado como una extensión sin osificar del mesetmoides (Mead, 1975; Schulte, 1917), o también del preesfenoides (Rommel, 1990). Los Ziphiidae presentan también un surco mesorostral amplio, con un cartílago mesorostral de desarrollo variable entre las diversas especies (De Buffrénil et al., 2000). En estos animales el cartílago tiende a osificarse y generar una estructura

ósea muy densa, cuya función es debatida (Zotti et al., 2009). Existen tres teorías para el uso del cartílago mesorostral en zífios: estabilidad y resistencia adicional en el cráneo durante interacciones intraespecíficas, como batallas entre machos; soporte para estructuras musculares en el rostro, como los músculos mediales y laterales; y, lastre como ayuda durante el buceo a profundidad (Cozzi et al., 2010). En *Physeter* el surco mesorostral se encuentra abierto dorsalmente; sin embargo, es bastante estrecho y el cartílago hialino rostral solo se limita a servir de soporte. A diferencia del resto de odontocetos, los Scaphokogiinae presentan el surco mesorostral cerrado dorsalmente, sin evidenciar osificación del cartílago mesorostral. Las funciones mecánicas o de soporte se descartan debido a que necesitan que el surco mesorostral se mantenga abierto. El gran desarrollo del canal y cartílago mesorostral estaría ligado a la propagación sonora debido a su facilidad para transmitir ondas de alta frecuencia (Norris, 1980). En el juvenil de *S. cochlearis* (MUSM 955) el surco mesorostral no se encuentra completamente cerrado (Figura 23) de manera similar a *Physeter*, por lo que la función mecánica y de soporte no se descarta.

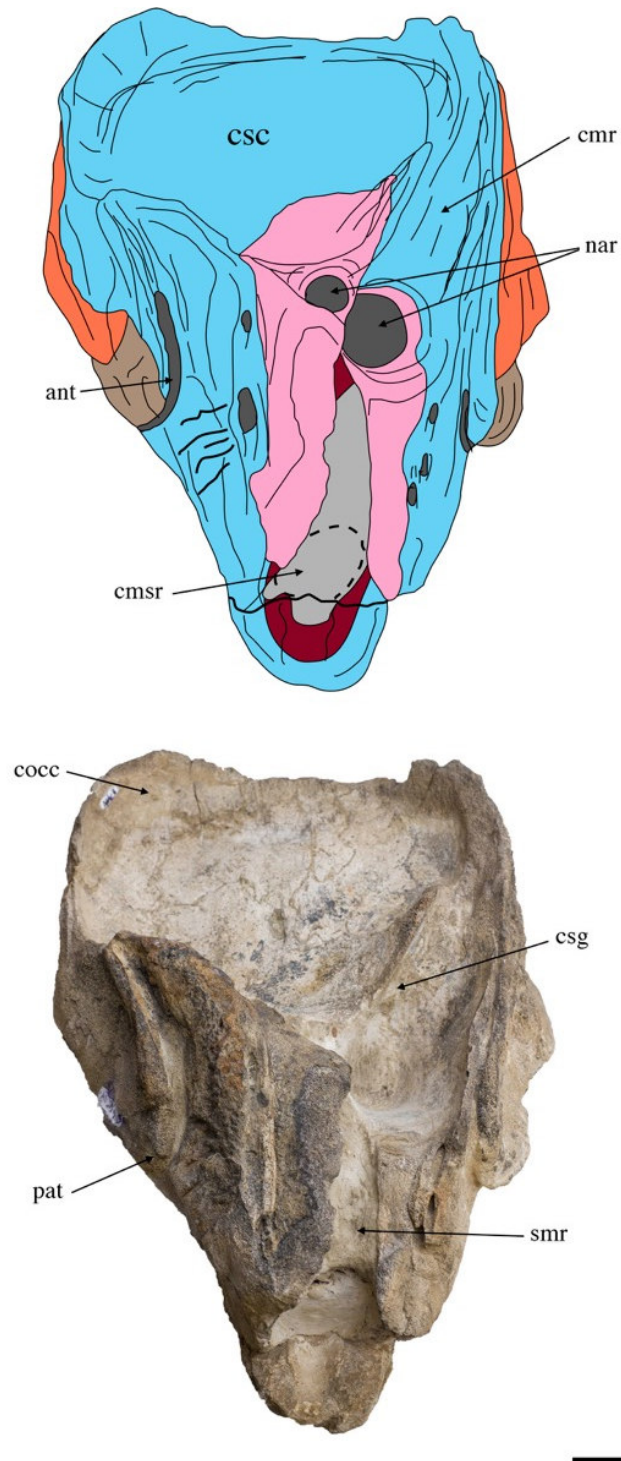


Figura 23. Vista anterodorsal del cráneo de *Scaphokogia cochlearis* subadulto (MUSM 955) evidenciando el desarrollo de la cuenca supracraneal y el canal mesorostral. Abreviaciones: ant, surco antorbital; cmr, cresta maxilar; cms, canal mesorostral; cocc, cresta occipital; csc, cuenca supracraneal; csg, cresta sagital; nar, narina; pat, palatinos; smr, surco mesorostral. Listado completo de abreviaciones en sección 5.5.

El desarrollo del complejo mesorostral va acompañado del desarrollo tubular del rostro en *Scaphokogia* (Figura 23). Ventralmente, el rostro presenta tanto paquiosclerosis como osteosclerosis; condiciones secundarias ligadas al incremento en densidad ósea en animales marinos (Houssaye, 2009). Esta condición es evidenciada notoriamente en un subadulto de *Scaphokogia cochlearis* (MUSM 955) cuyo vómer presenta un mayor desarrollo de osteosclerosis en el extremo distal del rostro. Junto al vómer los maxilares presentan una notoria paquiosclerosis, evidenciada en el desarrollo abultado de los huesos y densidad del hueso. En *Scaphokogia* sp. nov. este engrosamiento se continua en el hamulus del pterigoides, que se proyecta posteriormente en las crestas faringales hasta la región timpánica del escamoso. El incremento de la densidad ósea de la zona ventral del rostro en los Scaphokogiinae pudo haber estado ligada a un incremento en la velocidad de propagación sonora asociada a la mayor densidad del hueso (Otani & Hosokawa, 1998).

El puente troncoencefálico en los modernos *Kogia* es excepcionalmente grande junto al cerebelo (Marino et al., 2003), evidenciando que la región de la que se origina el nervio trigémino se encuentra bastante desarrollada. En los odontocetos a diferencia de otros mamíferos y arqueocetos (Kellogg, 1936), el foramen rotundum es confluyente junto a la fisura orbital, compartiendo ambos la misma abertura ventral (Yamagiwa et al., 1999). El desarrollo del nervio trigémino maxilar es mayor en cetáceos longirostros, así como en odontocetos que no dependen de la telescopía para atrapar a sus presas cuyo nervio óptico

sufre una notoria reducción, dando cabida a un desarrollo sensorial diferente (Rauschmann et al., 2006). En *Scaphokogia* sp. nov. la fisura esfenorbital posee un gran diámetro y proyecta las fosas maxilares anteriormente a diferencia de *Kogia*, permitiendo un recorrido del nervio trigémino menor. Adicionalmente, en *Physeter* el nervio trigémino tiene un diámetro similar al vestibulococlear, a diferencia del resto de odontocetos que poseen el segundo mucho más engrosado (Perrin et al., 2009; Pilleri & Gahr, 1970), evidenciando una mayor capacidad sensorial en el rostro.

7.2.3 Adaptaciones alimenticias

La reconstrucción muscular estimada de la anatomía ósea de *Scaphokogia* sp. nov., así como la de *Scaphokogia cochlearis* contrasta con la encontrada en los modernos kógidos (Figura 24). Los modernos *Kogia* poseen una fosa temporal bastante reducida debido a que la función del músculo temporal ha pasado a un plano secundario. En los Scaphokogiinae la fosa temporal es notoriamente más profunda y anteroposteriormente más alargada, evidenciando un gran sitio de inserción para el músculo temporal. En el caso del proceso antorbital, ocurre lo contrario en *Kogia* que presenta una faceta ventral bastante amplia, sitio de inserción del voluminoso masetero (Schulte & Forest Smith, 1918). En el caso de *Scaphokogia* sp. nov. y *Scaphokogia cochlearis* el proceso antorbital se encuentra comprimido lateromedialmente a manera de lámina gruesa; sin embargo, la cara ventral del mismo posee un ligero ensanchamiento. La tercera diferencia en las inserciones musculares se encuentra a nivel del pterigoides: en *Kogia*, el hamulus del pterigoides presenta una faceta plana orientada ventralmente, creando latero-posteriormente bastante espacio para la inserción

del músculo pterigoideo en la fosa pterigoidea. En *Scaphokogia* y *Scaphokogia* sp. nov. esta condición es similar. Sin embargo, el hamulus es de aspecto bulboso debido a la paquiostosis y la lámina media del pterigoides se encuentra lateroventralmente orientada, con una ligera saliente ventral.

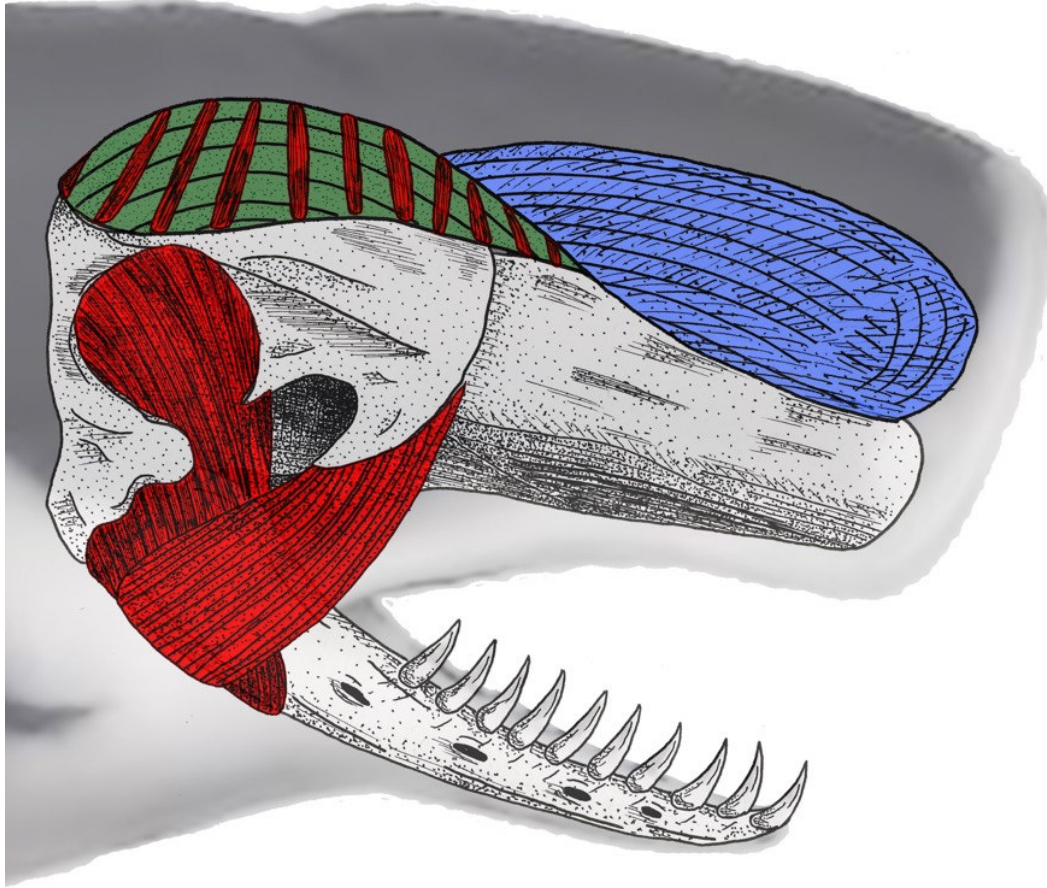


Figura 24. Reconstrucción del cráneo de *Scaphokogia* sp. nov. mostrando los músculos maseteros y temporales (rojo), así como al órgano espermaceti (verde) y al melón (azul) con el complejo muscular facial. La reconstrucción de la mandíbula se basó en *S. cochlearis* (MUSM 171).

Esta condición también es observada en la mandíbula de *Scaphokogia cochlearis* (MUSM 171, MUSM 3193), que a diferencia de *Kogia* retiene una

sínfisis mandibular larga, como *Physeter* y la mayoría de physeteroideos conocidos (Figura 25, A). La presencia de una mandíbula con una sínfisis alargada indica que la succión en *S. cochlearis* no funcionaba de manera similar a *Kogia*, sino de una manera más parecida a *Physeter* debido a la ausencia de la ambliognatía (Werth, 2007). La abrasión presente en los dientes de *S. cochlearis* (MUSM 171) se limita únicamente a la zona dorsomedial de los mismos (Figura 25, B). Este patrón abrasivo no se encuentra en otros kógididos o physeteroideos; sin embargo, es similar al encontrado en *Odobenus rosmarus* o *Mammalodon colliveri*. (Johnston & Berta, 2011; Kastelein et al., 1994; Marx et al., 2016). En el caso de estos animales, el desgaste dentario es producto principalmente de la abrasión causada por sus hábitos bentónicos: al momento de ingerir la presa, el animal la succiona completamente junto al sustrato, lo que causa este patrón abrasivo (Werth, 2006). Este desgaste contrasta con lo encontrado en otros cetáceos más generalistas como las orcas, en las que poblaciones costeras presentan un desgaste bastante incipiente debido a sus hábitos piscívoros, contrastando con poblaciones pelágicas que poseen un notorio desgaste hasta la pulpa del diente, cuya dieta incluye tiburones (Ford et al., 2011).

La fuerte proyección ventral en el rostro en *Scaphokogia* junto al observado en los dientes indicaría que estos animales podrían haber desarrollado una ecología bentónica. El desarrollo del complejo nasal y el canal mesorostral hipertrofiado podrían corresponder a características ligadas a un complejo sistema sensorial y de producción sonora ligados a la ecología especializada de estos animales.

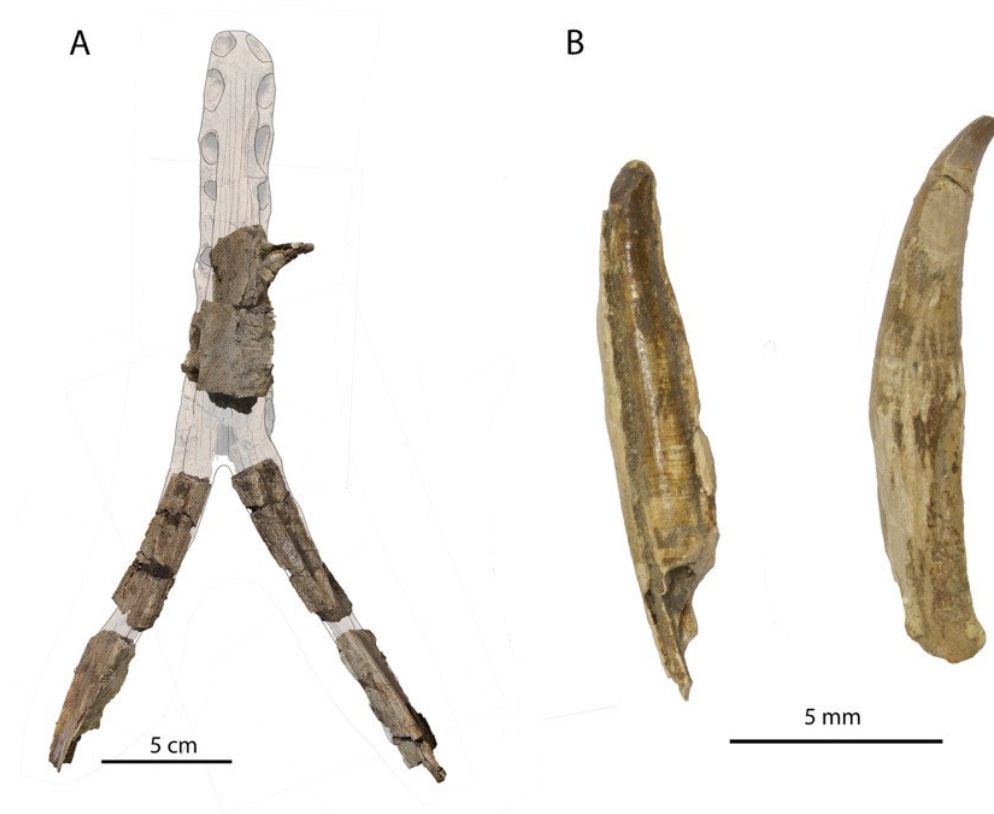


Figura 25. Vista dorsal de la mandíbula (A) de *Scaphokogia cochlearis* (MUSM 171) y dientes desarticulados (B). La mandíbula muestra una forma típica de physeteroideo sin desarrollo de ambliognatía. Los dientes anteriores muestran una faceta de abrasión muy fuerte en la corona (izquierda) a diferencia de los posteriores (derecha).

7.3 La comunidad marina de Sacaco

El registro fósil evidencia que las comunidades de cetáceos durante el Mioceno ostentaban una cierta homogeneidad, debido a que algunos grupos poseían una distribución cosmopolita, diferente a la actual. En América, esto es evidenciado en las comunidades fósiles de Florida (Morgan, 1994), California (Barnes, 1984, 1991, 2008), Chile (Pyenson et al., 2014) y Panamá (Pyenson et al., 2015). Durante este periodo de tiempo los cetáceos costeros estaban representados

por formas de tamaño pequeño a mediano como phocénidos, pontopóridos, inioides, cetotéridos y algunos pocos balenopteridos.

No existe un consenso sobre las condiciones climáticas durante el Mioceno tardío en Sacaco debido a que existe evidencia que indica la presencia de corrientes frías, así como de aguas cálidas. La mayoría de moluscos presentan una alta afinidad con formas presentes en las aguas tropicales de la Provincia Malacológica Panameña, a excepción de unas pocas formas relacionadas al actual Sistema Humboldt (Devries & Frassinetti, 2003). Esto evidenciaría que las aguas podrían haber sido mucho más cálidas que en la actualidad; sin embargo, la evidencia de los isótopos de oxígeno apunta a aguas templadas en el rango de 13-17°C (Amiot et al., 2008). La presencia de mareas rojas de algas y diatomeas, así como de copépodos que las aprovechan también indican la presencia de aguas frías (Bisconti, 2012).

La inclusión de *Scaphokogia* sp. nov. a la comunidad marina de Sacaco aumenta el panorama de los animales ya conocidos y demuestra que al menos tres clados de cachalotes compartieron el ambiente durante el Mioceno tardío: el cachalote raptorial *Acrophyseter deinodon*, el kogiino *Koristocetus pescei* y el scaphokogiino *Scaphokogia* sp. nov. Adicionalmente, la posición estratigráfica de *Scaphokogia cochlearis* ha sido objeto de debate, debido a las reinterpretaciones de la secuencia deposicional en Sacaco colocándolo en algunos casos como más antiguo (Brand et al., 2011), o más moderno (Lambert & Muizon, 2013). Sin embargo, nuevos registros del mismo animal (MUSM 171, MUSM 978, MUSM 1998) amplían su registro temporal, evidenciando que al

menos 4 especies de physeteroideos convivieron en el nivel Montemar-MTM. Esta notoria coexistencia de cuatro especies distintas de cachalotes evidencia que probablemente no existía un solapamiento de nichos.

La presencia de estos tres clados de cachalotes, también se conoce en la localidad de Piña (Figura 26), Formación Chagres, Panamá (Pyenson et al., 2015; Vélez-Juarbe et al., 2015) en sedimentos ligeramente más recientes que los de Montemar, similares a Sacaco Sur (Carrillo-Briceño et al., 2015; Coates, 2012). Esta comunidad de cachalotes, presentes en el caribe panameño y en la costa sur del Perú durante el Mioceno tardío, no se corresponde con lo hallado hasta la fecha en otras partes del mundo y evidenciaría que durante este intervalo de tiempo existía una conexión entre ambos océanos o al menos, que esta conexión existió poco tiempo antes. Las condiciones presentes en Piña parecerían haber sido bastante similares a las halladas en Sacaco, debido a la presencia de un afloramiento marítimo estacional (Jackson & O'Dea, 2013; O'Dea et al., 2007) y la presencia de aguas poco profundas. Esta posible conexión, podría ser un argumento en contra de diversos estudios modernos que proponen un cierre temprano de la Vía Marina Centroamericana (CAS, por sus siglas en inglés) existente entre el Pacífico y el Caribe, mucho antes del Plioceno (Montes et al., 2012). Sin embargo, esta nueva propuesta se centra en el cierre de la conexión marina centroamericana existente al norte de Colombia durante el Mioceno medio (15-13 Ma.), producto del choque de las placas del Caribe y Sudamericana (Montes et al., 2015). La idea original sobre el cierre del istmo de Panamá plantea que este evento sucedió hacia fines del Plioceno (2.8 Ma.), causando el aislamiento evolutivo entre el Pacífico Tropical y el Caribe (Coates,

2012), así como el Gran Intercambio Biótico Americano entre animales de América del Norte y del Sur (O'Dea et al., 2016). Esta nueva idea se basa tanto en evidencia geológica que incluye deposición sedimentaria y zircones (Montes et al., 2015, 2012), así como en reinterpretaciones de la evidencia molecular existente que sugieren que la divergencia evolutiva entre los organismos marinos ocurrió mucho antes de lo estimado, durante el Mioceno (Bacon et al., 2015; Jaramillo et al., 2017). Sin embargo, se propone que pudo haber existido un flujo marino eventual de baja profundidad entre ambos lados del istmo (Jaramillo, 2018), durante el Mioceno medio-tardío, lo que explicaría la cercanía de las comunidades marinas de Sacaco y Chagres.

Durante el Mioceno tardío, el nivel del mar se incremento, creando áreas protegidos de baja profundidad ideales para el desarrollo de la fauna marina, a lo largo de la costa del Pacífico Sudamericano. Estos ambientes costeros de baja profundidad a diferencia de los existentes en el Sistema Humboldt actual, presentaban una importante influencia tropical evidenciada tanto en los moluscos como en los vertebrados. La fauna de Sacaco evidencia una afinidad a la Provincia Marina Panámica e incluso al Caribe Occidental. Durante el Mioceno tardío el incremento del nivel del mar, así como la continuidad existente entre ambientes protegidos de poca profundidad, tanto en Sacaco (Marocco & Muizon, 1988) como en Chagres, y la existencia de una conexión marina de poca profundidad entre el Pacífico y el Caribe (Collins et al., 1996; Jaramillo, 2018), podría haber permitido un intercambio intermitente entre ambos lados del puente de tierra. Esta idea se apoya también en que no solo los cachalotes podrían

haber pasado de un lado del istmo al otro, sino también delfines del grupo de los Iniioidea (Pyenson et al., 2015).



Figura 26. Reconstrucción de los tres physeteroideos de la Formación Chagres en Panamá: cf. *Acrophyseter*, *Nanokogia isthmia* y *Scaphokogiinae* indet. Ilustración: Jaime Bran

8 CONCLUSIONES

- MUSM 973 se reconoce como Kogiidae en base a poseer un ancho bicigomático menor a 40 cm; presencia de una cresta sagital; narinas externas extremadamente asimétricas; el maxilar derecho alcanza el plano sagital del cráneo en la pared posterior de la cuenca supracraneal o cresta occipital; y la ausencia de nasales
- Se reconoce al clado Scaphokogiinae *sensu* Muizon (1988) en base a presentar una constricción de los premaxilares anterior a la muesca antorbital seguido de una expansión, sutura entre maxilar y premaxilar claramente dirigida anterolateralmente; escudo occipital plano o cóncavo formando un ángulo mayor a 90° con el eje longitudinal del rostro; e hipertrofia del canal mesorostral presente.
- El análisis filogenético posiciona a MUSM 973 como grupo hermano de *Scaphokogia cochlearis* en base a: reducción de los dientes superiores, alveolos reducidos a un surco alveolar o ausentes; fosa temporal muy por debajo del punto más alto del cráneo, no alcanzando ni la mitad de su altura; desarrollo tubular del rostro, proporción entre el alto y ancho del mismo mayor a 0.8 a mitad del recorrido; y, proceso postorbital del frontal, muy extendido ventralmente con una correspondiente baja posición del proceso cigomático del escamoso.
- MUSM 973 es reconocido como una nueva especie de *Scaphokogia* diferenciándose de *S. cochlearis* en base a poseer un rostro corto; nivel del foramen premaxilar derecho, al mismo nivel o posterior a la muesca antorbital; protección del lacrimojugal entre el maxilar y el frontal, corta o

ausente; y, muesca ancha posterior al proceso postglenoideo del escamoso, ausente.

- El desarrollo de la cuenca supracraneal de *Scaphokogia* sp. nov. evidencia una alta especialización en la emisión y potenciación sonora. El animal era capaz de emitir una onda sonora de alta frecuencia similar o mucho mayor a la de los kógidios actuales.
- El rostro de *Scaphokogia* sp. nov. es altamente especializado, evidenciando una alta capacidad de propagación sonora, así como una gran sensorialidad.
- El total de características craneales de *Scaphokogia* sp. nov. y *S. cochlearis* indican que estos animales tenían una ecología distinta a la de sus parientes actuales, especializándose en la alimentación béntica.
- Durante el Mioceno tardío el mar poco profundo y cálido de las costas peruanas favoreció el desarrollo de esta gran diversidad de cachalotes.

9 SUGERENCIAS

- Es necesario prospectar ampliamente la zona de la Formación Pisco a fin de encontrar y coleccionar una mayor cantidad de cachalotes y otros mamíferos marinos, a fin de poder entender mejor su evolución; además de contar con mayor cantidad de material para comparación.
- En relación al análisis filogenético, es necesario una mejor interpretación de las homologías y proponer una mayor cantidad de caracteres codificables para los diversos taxones ya conocidos.
- A fin de entender las adaptaciones craneales de los Scaphokogiinae es necesario usar métodos no invasivos (escaneos, tomografías) para poder estudiar la estructura interna del cráneo y rostro.
- Para complementar el estudio es necesario incluir en la filogenia a los nuevos taxones de kógididos (MUSM 3405) y describirlos formalmente a fin de aumentar la riqueza conocida de este grupo.

10 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abel, O. (1905). Les odontocètes du Boldérien (Miocène supérieur) d'Anvers. *Polleunis & Ceuterick, Imprimeurs*.
- Abel, O. (1912). Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere. O. *Stuttgart.*, 8, 1-70.
- Amiot, R., Göhlich, U. B., Lécuyer, C., Muizon, C. de, Cappetta, H., Fourel, F., Martineau, F. (2008). Oxygen isotope compositions of phosphate from Middle Miocene-Early Pliocene marine vertebrates of Peru. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 264(1–2), 85–92. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2008.04.001>
- Amson, E., & Muizon, C. de. (2014). A new durophagous phocid (Mammalia: Carnivora) from the late Neogene of Peru and considerations on monachine seals phylogeny. *Journal of Systematic Palaeontology*, 12(5), 523–548. <https://doi.org/10.1080/14772019.2013.799610>
- Bacon, C. D., Silvestro, D., Jaramillo, C., Smith, B. T., Chakrabarty, P., & Antonelli, A. (2015). Biological evidence supports an early and complex emergence of the Isthmus of Panama. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(19), 6110–6115. <https://doi.org/10.1073/pnas.1423853112>
- Balolia, K. L., Soligo, C., & Wood, B. (2017). Sagittal crest formation in great apes and gibbons. *Journal of Anatomy*, 230(6), 820–832. <https://doi.org/10.1111/joa.12609>
- Barnes, L. G. (1973). *Praekogia cedrosensis*, A New Genus and Species of Fossil Pygmy Sperm Whale from Isla Cedros, Baja California, Mexico. *Contributions in Science*, 247, 1–20.
- Barnes, L. G. (1984). Fossil Odontocetes Mammalia Cetacea from the Almejas

- Formation Isla Cedros Mexico. *Paleobios*, (42), 1–46.
- Barnes, L. G. (1991). The fossil marine vertebrate fauna of the latest Miocene Almejas Formation on Isla Cedros, Baja California, Mexico. In *Resúmenes Primera Réunion Internacional sobre Geología de la Península de Baja California First International meeting on Geology of the Baja California Peninsula* (pp. 10–11).
- Barnes, L. G. (2008). Miocene and Pliocene Albireonidae (Cetacea, Odontoceti), rare and unusual fossil dolphins from the eastern North Pacific Ocean. *Science Series*, (41), 99–152. <https://doi.org/QE746.G466>
- Beasley, I., Cherel, Y., Robinson, S., Betty, E., & Gales, R. (2013). Pygmy sperm whale (*Kogia breviceps*) stranding record in Tasmania, Australia, and diet of a single specimen. *Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania*, 147, 25–32.
- Bianucci, G., Di Celma, C., Urbina, M., & Lambert, O. (2016). New beaked whales from the late Miocene of Peru and evidence for convergent evolution in stem and crown Ziphiidae (Cetacea, Odontoceti). *PeerJ*, 4, e2479. <https://doi.org/10.7717/peerj.2479>
- Bianucci, G., & Landini, W. (1999). *Kogia pusilla* From the Middle Pliocene of Tuscany (Italy). *Rivista Italiana Di Paleontologia e Stratigrafia*, 105(3), 445–453. <https://doi.org/10.13130/2039-4942/5385>
- Bianucci, G., & Landini, W. (2006). Killer sperm whale: A new basal physeteroid (Mammalia, Cetacea) from the Late Miocene of Italy. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 148(1), 103–131. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2006.00228.x>
- Bisconti, M. (2012). Comparative osteology and phylogenetic relationships of

- Miocaperea pulchra*, the first fossil pygmy right whale genus and species (Cetacea, Mysticeti, Neobalaenidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 166(4), 876–911. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2012.00862.x>
- Blainville, H. M. de. (1838). Sur les cachalots. *Annales Francaises et Etrangeres d'anatomie et de Physiologie*, 2, 335–337.
- Boersma, A. T., & Pyenson, N. D. (2015). *Albicetus oxymycterus*, a New Generic Name and Redescription of a Basal Physeteroid (Mammalia, Cetacea) from the Miocene of California, and the Evolution of Body Size in Sperm Whales. *PLoS ONE*, 10(12), 1–32. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0135551>
- Boessenecker, R. W., Fraser, D., Churchill, M., & Geisler, J. H. (2017). A toothless dwarf dolphin (Odontoceti: Xenorophidae) points to explosive feeding diversification of modern whales (Neoceti). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1861). <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0531>
- Bouetel, V., & Muizon, C. de. (2006). The anatomy and relationships of *Piscobalaena nana* (Cetacea, Mysticeti), a Cetotheriidae s.s. from the early Pliocene of Peru. *Geodiversitas*, 28(2), 319–395.
- Brand, L. R., Urbina, M., Chadwick, A. V., DeVries, T. J., & Esperante, R. (2011). A high resolution stratigraphic framework for the remarkable fossil cetacean assemblage of the Miocene/Pliocene Pisco Formation, Peru. *Journal of South American Earth Sciences*, 31(4), 414–425. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2011.02.015>
- Budd, G. E., & Jensen, S. (2000). A critical reappraisal of the fossil record of the bilaterian phyla. *Biological Reviews*, 75(2), 253–295. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1999.tb00046.x>

- Carrillo-Briceño, J. D., De Gracia, C., Pimiento, C., Aguilera, O. A., Kindlimann, R., Santamarina, P., & Jaramillo, C. (2015). A new Late Miocene chondrichthyan assemblage from the Chagres Formation, Panama. *Journal of South American Earth Sciences*, 60, 56–70. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2015.02.001>
- Castellini, M. A., & Mellish, J.-A. (2015). Marine Mammal Physiology: Requisites for Ocean Living. *CRC Press*, (1), 363. <https://doi.org/ISBN 9781482242676>
- Chávez, M., Stucchi, M., & Urbina, M. (2007). El registro de Pelagornithidae (Aves: Pelecaniformes) y la avifauna neógena del Pacífico sudeste. *Historia*, 36(2), 175–197. <https://doi.org/10.4000/bifea.3780>
- Churchill, M., Geisler, J. H., Beatty, B. L., & Goswami, A. (2018). Evolution of cranial telescoping in echolocating whales (Cetacea: Odontoceti). *Evolution*, 72(5), 1092–1108. <https://doi.org/10.1111/evo.13480>
- Churchill, M., Martínez-Cáceres, M., Muizon, C. de, Mnieckowski, J., & Geisler, J. H. (2016). The Origin of High-Frequency Hearing in Whales. *Current Biology*, 26(16), 2144–2149. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.06.004>
- Clarke, M. R. (1970). Function of the spermaceti organ of the sperm whale. *Nature*, 228(5274), 873–874. <https://doi.org/10.1038/228873a0>
- Clarke, M. R. (1978a). Buoyancy control as a function of the spermaceti organ in the sperm whale. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 58(1), 27–71. <https://doi.org/10.1017/S0025315400024395>
- Clarke, M. R. (1978b). Structure and Proportions of the Organ in the Sperm Whale. *Organ, The*, 58, 1–17.
- Clarke, M. R. (2003). Production and control of sound by the small sperm whales, *Kogia breviceps* and *K. sima* and their implications for other Cetacea.

- Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 83(2), 241–263. <https://doi.org/10.1017/S0025315403007045h>
- Clarke, M. R., Martins, H. R., & Pascoe, P. L. (1993). The Diet of Sperm Whales (*Physeter macrocephalus* Linnaeus 1758) off the Azores. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 339(1287), 67–82. <https://doi.org/10.1098/rstb.1993.0005>
- Clarke, M. R., & Paliza, O. (1988). Intraspecific fighting in sperm whales. *Reports of the International Whaling Commission*, 38, 235–241.
- Clarke, M. R., & Pascoe, P. L. (1997). Cephalopod Species in the Diet of a Sperm Whale (*Physeter catodon*) Stranded at Penzance, Cornwall. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 77(4), 1255–1258. <https://doi.org/10.1017/S0025315400038819>
- Coates, A. G. (2012). How old is the isthmus of Panama? - Anthony Coates. *Bulletin of Marine Science*, 801–813. <https://doi.org/10.5343/bms.2012.1076>
- Cohen, K. M., Finney, S. C., Gibbard, P. L., & Fan, J.-X. (2014). The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes*, 36, 199–204. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1980.tb01026.x>
- Collareta, A., Lambert, O., Muizon, C. de, Urbina, M., & Bianucci, G. (2017). *Koristocetus pescei* gen. et sp. nov., a diminutive sperm whale (Cetacea: Odontoceti: Kogiidae) from the late Miocene of Peru. *Fossil Record*, 20(2), 259–278. <https://doi.org/10.5194/fr-20-259-2017>
- Collareta, A., Landini, W., Lambert, O., Post, K., Tinelli, C., Di Celma, C., ... Bianucci, G. (2015). Piscivory in a Miocene Cetotheriidae of Peru: First record of fossilized stomach content for an extinct baleen-bearing whale. *Science of Nature*, 102(70). <https://doi.org/10.1007/s00114-015-1319-y>

- Collins, L. S., Coates, A. G., Berggren, W. A., Aubry, M. P., & Zhang, J. (1996). The late Miocene Panama isthmian strait. *Geology*, 24(8), 687–690. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(1996\)](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1996)24(8)<687::GOTPMI>2.0.CO;2)
- Cooper, L. N., Berta, A., Dawson, S. D., & Reidenberg, J. S. (2007). Evolution of hyperphalangy and digit reduction in the cetacean manus. *Anatomical Record*, 290(6), 654–672. <https://doi.org/10.1002/ar.20532>
- Cozzi, B., Huggenberger, S., & Oelschläger, H. H. A. (2016). *Anatomy of Dolphins: Insights into Body Structure and Function*. 350 pp.
- Cozzi, B., Panin, M., Butti, C., Podest, M., & Zotti, A. (2010). Bone density distribution patterns in the rostrum of delphinids and beaked whales: Evidence of family-specific evolutive traits. *Anatomical Record*, 293(2), 235–242. <https://doi.org/10.1002/ar.21044>
- Cozzuol, M. A. (1993). *Mamíferos acuáticos del Mioceno medio y tardío de Argentina Sistemática, evolución y biogeografía*. (Doctoral dissertation, Universidad Nacional de La Plata).1-175.
- Craigie, D. (1831). Observations on the History and Progress of Comparative Anatomy. In *Early zootomical authors to Eustachius* (pp. 1501–1576).
- Cranford, T. W. (1999). The sperm whale's nose: Sexual selection on a grand scale? *Marine Mammal Science*, 15(4), 1133–1157. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1999.tb00882.x>
- Cranford, T. W., Amundin, M., & Norris, K. S. (1996). Functional morphology and homology in the odontocete nasal complex: Implications for sound generation. *Journal of Morphology*, 228(3), 223–285. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-4687\(199606\)228:3](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-4687(199606)228:3<223::JOMR>3.0.CO;2-1)
- Cranford, T. W., McKenna, M. F., Soldevilla, M. S., Wiggins, S. M., Goldbogen,

- J. A., Shadwick, R. E., Hildebrand, J. A. (2008). Anatomic geometry of sound transmission and reception in Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*). *Anatomical Record*, 291(4), 353–378. <https://doi.org/10.1002/ar.20652>
- De Buffrénil, V., Dabin, W., & Zylberberg, L. (2004). Histology and growth of the cetacean petro-tympanic bone complex. *Journal of Zoology*, 262(4), 371–381. <https://doi.org/10.1017/S0952836903004758>
- De Buffrénil, V., Zylberberg, L., Traub, W., & Casinos, A. (2000). Structural and mechanical characteristics of the hyperdense bone of the rostrum of *Mesoplodon densirostris* (Cetacea, Ziphiidae): summary of recent observations. *Historical Biology*, 14(1-2), 57–65. <https://doi.org/10.1080/10292380009380555>
- De Queiroz, K. (2013). Nodes, branches, and phylogenetic definitions. *Systematic Biology*, 62(4), 625–632. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syt027>
- Deinse, A. B. van. (1946). De recente cetacea van Nederland van 1931 tot en met 1944. *Zoologische Mededelingen*, 26(2), 139–210.
- Devries, T. J. (1988). The geology of late Cenozoic marine terraces (tablazos) in northwestern Peru. *Journal of South American Earth Sciences*, 1(2), 121–136. [https://doi.org/10.1016/0895-9811\(88\)90030-2](https://doi.org/10.1016/0895-9811(88)90030-2)
- Devries, T. J. (1998). Oligocene deposition and Cenozoic sequence boundaries in the Pisco Basin (Peru). *Journal of South American Earth Sciences*, 11(3), 217–231. [https://doi.org/10.1016/S0895-9811\(98\)00014-5](https://doi.org/10.1016/S0895-9811(98)00014-5)
- Devries, T. J., & Frassinetti, D. (2003). Range extensions and biogeographic implications of Chilean Neogene mollusks found in Peru. *Boletín Del Museo Nacional de Historia Natural de Chile*, 52, 119–135.
- Domning, D. P., & Biffrenil, V. D. (1991). Hydrostasis in the sirenia: quantitative

- data and functional interpretations. *Marine Mammal Science*, 7(October), 331–368. [https://doi.org/DOI 10.1111/j.1748-7692.1991.tb00111.x](https://doi.org/DOI%2010.1111/j.1748-7692.1991.tb00111.x)
- Ehret, D. J., Macfadden, B. J., Jones, D. S., Devries, T. J., Foster, D. A., & Salas-Gismondi, R. (2012). Origin of the white shark *Carcharodon* (Lamniformes: Lamnidae) based on recalibration of the Upper Neogene Pisco Formation of Peru. *Palaeontology*, 55(6), 1139–1153. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2012.01201.x>
- Esperante, R., Brand, L. R., Chadwick, A. V., & Poma, O. (2015). Taphonomy and paleoenvironmental conditions of deposition of fossil whales in the diatomaceous sediments of the Miocene/Pliocene Pisco Formation, southern Peru-A new fossil-lagerstätte. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 417(December 2014), 337–370. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2014.09.029>
- Esperante, R., Brand, L. R., Nick, K. E., Poma, O., & Urbina, M. (2008). Exceptional occurrence of fossil baleen in shallow marine sediments of the Neogene Pisco Formation, Southern Peru. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 257(3), 344–360. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.11.001>
- Evans, K., & Hindell, M. A. (2004). The diet of sperm whales (*Physeter macrocephalus*) in southern Australian waters. *ICES Journal of Marine Science*, 61(8), 1313–1329. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2004.07.026>
- Fahlke, J. M., Gingerich, P. D., Welsh, R. C., & Wood, A. R. (2011). Cranial asymmetry in Eocene archaeocete whales and the evolution of directional hearing in water. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(35), 14545–14548. <https://doi.org/10.1073/pnas.1108927108>

- Ford, J. K. B., Ellis, G. M., Matkin, C. O., Wetklo, M. H., Barrett-Lennard, L. G., & Withler, R. E. (2011). Shark predation and tooth wear in a population of northeastern pacific killer whales. *Aquatic Biology*, 224(3), 213–224. <https://doi.org/10.3354/ab00307>
- Fordyce, R. E., & Muizon, C. de. (2001). Evolutionary history of whales: a review. In *Secondary adaptation of tetrapods to life in water* . 169–234.
- Geisler, J. H., McGowen, M. R., Yang, G., & Gatesy, J. (2011). A supermatrix analysis of genomic, morphological, and paleontological data from crown Cetacea. *BMC Evolutionary Biology*, 11(1), 112. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-112>
- Geisler, J. H., & Sanders, A. E. (2003). Morphological evidence for the phylogeny of Cetacea. *Journal of Mammalian Evolution*, 10(1–2), 23–129. <https://doi.org/10.1023/A:1025552007291>
- Goloboff, P. A. (1993). Estimating Character Weights During Tree Search. *Cladistics*, 9(1), 83–91. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1993.tb00209.x>
- Goloboff, P. A. (2014). Extended implied weighting. *Cladistics*, 30(3), 260–272. <https://doi.org/10.1111/cla.12047>
- Goold, J. C., & Clarke, M. R. (2000). Sound velocity in the head of the dwarf sperm whale, *Kogia sima*, with anatomical and functional discussion. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 80(3), 535–542. <https://doi.org/10.1017/S002531540000223X>
- Gordon, J. (1987). *The Behaviour and Ecology of Sperm Whales off Sri Lanka*. U. Vasa (Doctoral Thesis). 370 pp.
- Hampe, O. (2006). Middle/late Miocene hoplocetine sperm whale remains (Odontoceti: Physeteridae) of North Germany with an emended classification

- of the Hoplocetinae. *Fossil Record*, 9(1), 61–86.
<https://doi.org/10.1002/mmng.200600002>
- Harper, C. J., McLellan, W. A., Rommel, S. A., Gay, D. M., Dillaman, R. M., & Pabst, D. A. (2008). Morphology of the melon and its tendinous connections to the facial muscles in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Journal of Morphology*, 269(7), 820–839. <https://doi.org/10.1002/jmor.10628>
- Hirota, K. (1994). Thematic Article A new species of Middle Miocene sperm whale of the genus *Scaldicetus* (Cetacea; Physeteridae) from Shigamura , Japan, 453–472.
- Houssaye, A. (2009). “Pachyostosis” in aquatic amniotes: a review. *Integrative Zoology*, 4(4), 325–340. <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2009.00146.x>
- Jackson, J. B. C., & O’Dea, A. (2013). Timing of the oceanographic and biological isolation of the caribbean sea from the tropical eastern pacific ocean. *Bulletin of Marine Science*, 89(4), 779–800. <https://doi.org/10.5343/bms.2012.1096>
- Jaramillo, C. (2018). Evolution of the Isthmus of Panama: Biological, paleoceanographic and paleoclimatological implications. *Mountains, Climate and Biodiversity*, (4), 323–338.
- Jaramillo, C., Montes, C., Cardona, A., Silvestro, D., Antonelli, A., & Bacon, C. D. (2017). Comment (1) on “Formation of the Isthmus of Panama” by O’Dea et al. *Science Advances*, 3(6). <https://doi.org/10.1126/sciadv.1602321>
- Jefferies, R. P. S. (1979). The origin of chordates: a methodological essay. *The Origin of Major Invertebrate Groups*, 1–515.
- Johnston, C., & Berta, A. (2011). Comparative anatomy and evolutionary history of suction feeding in cetaceans. *Marine Mammal Science*, 27(3), 493–513. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2010.00420.x>

- Joyce-Walter. (2004). A phylogeny of turtles and the age of the turtle crown; In: Sixty-fourth annual meeting, Society of Vertebrate Paleontology; abstracts. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24(3), 77.
- Karol, R., Litchfield, C., Caldwell, D. K., & Caldwell, M. C. (1978). Compositional topography of melon and spermaceti organ lipids in the pygmy sperm whale *Kogia breviceps*: Implications for echolocation. *Marine Biology*, 47(2), 115–123. <https://doi.org/10.1007/BF00395632>
- Kastelein, R. A., Muller, M., & Terlouw, A. (1994). Oral suction of a Pacific walrus (*Odobenus rosmarus divergens*) in air and under water. *Zeitschrift Fuer Saeugetierkunde*, 59(2), 105–115.
- Kasuya, T. (1973). Systematic consideration of recent toothed whales based on the morphology of the tympano-periotic bone. *The Scientific Reports of the Whales Research Institute*, (25), 1–103.
- Kawakami, T. (1980). A review of sperm whale food. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 32, 199–218.
- Kellogg, R. (1936). A review of the Archaeoceti. *Carnegie Institution of Washington*, 482, 455. <https://doi.org/10.2307/1374291>
- Kimura, T., Hasegawa, Y., & Barnes, L. G. (2006). Fossil sperm whales (Cetacea, Physeteridae) from Gunma and Ibaraki prefectures, Japan; with observations on the Miocene fossil sperm whale *Scaldicetus shigensis* Hirota and Barnes, 1995. *Bulletin Og Gunma Museum of Natural History*, (10), 1–23.
- Kostritsky, L., & Piazza, A. (1952). El cachalote. Su caza y aprovechamiento en el Perú. *Pesca y Caza*, 5, 31–52.
- Kraus, R. (1998). The cranium of *Piscogavialis jugaliperforatus* n.gen., n.sp.

- (Gavialidae, Crocodylia) from the Miocene of Peru. *Paläontologische Zeitschrift*, 72, 389–406.
- Lambert, O. (2008). Sperm whales from the Miocene of the North Sea: A re-appraisal. *Bulletin de l'Institut Royal Des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de La Terre*, 78, 277–316.
- Lambert, O., Bianucci, G., & Muizon, C. de. (2008). A new stem-sperm whale (Cetacea, Odontoceti, Physeteroidea) from the Latest Miocene of Peru. *Comptes Rendus - Palevol*, 7(6), 361–369.
<https://doi.org/10.1016/j.crpv.2008.06.002>
- Lambert, O., Bianucci, G., & Muizon, C. de. (2016). Macroraptorial sperm whales (cetacea, odontoceti, physeteroidea) from the miocene of peru. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 179(2), 404–474.
<https://doi.org/10.1111/zoj.12456>
- Lambert, O., Bianucci, G., Post, K., Muizon, C. de, Salas-Gismondi, R., Urbina, M., & Reumer, J. (2010). The giant bite of a new raptorial sperm whale from the Miocene epoch of Peru. *Nature*, 466(7302), 105–108.
<https://doi.org/10.1038/nature09067>
- Lambert, O., & Muizon, C. de. (2013). A new long-snouted species of the Miocene pontoporiid dolphin Brachydelphis and a review of the Mio-Pliocene marine mammal levels in the Sacaco Basin, Peru. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33(3), 709–721.
<https://doi.org/10.1080/02724634.2013.743405>
- Lambert, O., Muizon, C. de, & Bianucci, G. (2013). The most basal beaked whale *Ninziphius platyrostris* Muizon, 1983: Clues on the evolutionary history of the family Ziphiidae (Cetacea: Odontoceti). *Zoological Journal of the Linnean*

- Society*, 167(4), 569–598. <https://doi.org/10.1111/zoj.12018>
- Lankester, E. R. (1870). On the use of the term homology in modern zoology, and the distinction between homogenetic and homoplastic agreements. *Magazine of Natural History*, VI(Fourth Series), 34–43. <https://doi.org/10.1080/00222937008696201>
- Maddison, W. P., & Maddison, D. R. (2015). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.75. 2011. URL [Http://Mesquiteproject.Org](http://Mesquiteproject.Org).
- Madsen, P. T., Payne, R. S., Kristiansen, N. U., Wahlberg, M., Kerr, I., & Møhl, B. (2002). Sperm whale sound production studied with ultrasound time/depth-recording tags. *The Journal of Experimental Biology*, 205(Pt 13), 1899–1906.
- Marino, L., Sudheimer, K., Pabst, D. A., McLellan, W. A., & Johnson, J. I. (2003). Magnetic resonance images of the brain of a dwarf sperm whale (*Kogia simus*). *Journal of Anatomy*, 203(1), 57–76. <https://doi.org/10.1046/j.1469-7580.2003.00199.x>
- Marocco, R., & Muizon, C. De. (1988). Le Bassin Pisco , bassin cénozoïque d ' avant arc de la côte du Pérou central : analyse géodynamique de son remplissage. *Géodynamique*, 3(2), 3–19.
- Martínez-Cáceres, M., Lambert, O., & Muizon, C. de. (2017). The anatomy and phylogenetic affinities of *Cynthiacetus peruvianus* , a large *Dorudon* -like basilosaurid (Cetacea, Mammalia) from the late Eocene of Peru. *Geodiversitas*, 39(1), 7–163. <https://doi.org/10.5252/g2017n1a1>
- Marx, F. G., Hocking, D. P., Park, T., Ziegler, T., Evans, A. R., & Fitzgerald, E. M. G. (2016). Suction feeding preceded filtering in baleen whale evolution. *Memoirs of Museum Victoria*, 75, 71–82.

- Marx, F. G., & Kohno, N. (2016). A new Miocene baleen whale from the Peruvian desert. *Royal Society Open Science*, 3(10), 160542. <https://doi.org/10.1098/rsos.160542>
- Marx, F. G., Lambert, O., & Uhen, M. D. (2016). *Cetacean paleobiology*. *Cetacean Paleobiology*. <https://doi.org/10.1002/9781118561546>
- McGowen, M. R., Spaulding, M., & Gatesy, J. (2009). Divergence date estimation and a comprehensive molecular tree of extant cetaceans. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53(3), 891–906. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.08.018>
- Mchedlidze, G. A. (1970). Some general features of the evolution of cetaceans, part 1, (Tbilisi: Akademia Nauk Gruzinskoi S.S.R., Institut Paleobiologii), 1–111.
- Mckenna, M. F., Cranford, T. W., Berta, A., & Pyenson, N. D. (2012). Morphology of the odontocete melon and its implications for acoustic function. *Marine Mammal Science*, 28(4), 690–713. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2011.00526.x>
- Mead, J. G. (1975). Anatomy of the External Nasal Passages and Facial Complex in the Delphinidae (Mammalia: Cetacea). *Smithsonian Contributions to Zoology*, (207), 1–72. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.207>
- Mead, J. G., & Fordyce, R. E. (2009). The Therian Skull: A Lexicon with Emphasis on the Odontocetes. *Smithsonian Contributions to Zoology*, (627), 1–249. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.627>
- Meredith, R. W., Janečka, J. E., Gatesy, J., Ryder, O. A., Fisher, C. A., Teeling, E. C., ... Murphy, W. J. (2011). Impacts of the cretaceous terrestrial revolution and KPg extinction on mammal diversification. *Science*,

- 334(6055), 521–524. <https://doi.org/10.1126/science.1211028>
- Miller, G. S. (1923). The telescoping of the cetacean skull (with eight plates). *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 76(5), 1–70.
- Møhl, B., Wahlberg, M., Madsen, P. T., Miller, L. A., & Surlykke, A. (2000). Sperm whale clicks: Directionality and source level revisited. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 107(1), 638–648. <https://doi.org/10.1121/1.428329>
- Montes, C., Cardona, A., Jaramillo, C., Pardo, A., Silva, J. C., Valencia, V. Niño, H. (2015). Middle Miocene closure of the Central American Seaway. *Science*, 348(6231), 226–229. <https://doi.org/10.1126/science.aaa2815>
- Montes, C., Cardona, A., McFadden, R., Morón, S. E., Silva, C. A., Restrepo-Moreno, S. A., Flores, J. A. (2012). Evidence for middle Eocene and younger land emergence in central Panama: Implications for Isthmus closure. *Bulletin of the Geological Society of America*, 124(5–6), 780–799. <https://doi.org/10.1130/B30528.1>
- Morgan, G. S. (1994). Miocene and Pliocene marine mammal faunas from the bone valley formation of central Florida. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History*, 29, 239–268.
- Muizon, C. de. (1983). *Pliopontos littoralis* un nouveau Platanistidae Cetacea du Pliocene de la côte péruvienn. *Comptes Rendus de l'Academie Des Sciences, Paris*, 296(2), 1101–1104.
- Muizon, C. de. (1988). Les vertébrés fossiles de la Formation Pisco (Perou). Troisième partie : les odontocètes (Cetacea, Mammalia) du Miocène. *Éditions Recherche Sur Les Civilisations*, 78, 1.
- Muizon, C. de. (1993). Walrus-like feeding adaptation in a new cetacean from the

- Pliocene of Peru. *Nature*, 365(6448), 745–748.
<https://doi.org/10.1038/365745a0>
- Muizon, C. de, & Devries, T. J. (1985). Geology and paleontology of late Cenozoic marine deposits in the Sacaco area (Peru). *Geologische Rundschau*, 74(3), 547–563. <https://doi.org/10.1007/BF01821211>
- Muizon, C. de, & Domning, D. P. (2002). The anatomy of *Odobenocetops* (Delphinoidea, Mammalia), the walrus-like dolphin from the Pliocene of Peru and its palaeobiological implications. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 134(4), 423–452. <https://doi.org/10.1046/j.1096-3642.2002.00015.x>
- Muizon, C. de, McDonald, H. G., Salas-Gismondi, R., & Urbina, M. (2003). A new early species of the aquatic sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Xenarthra) from the Late Miocene of Peru. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(4), 886–894. <https://doi.org/10.1671/2361-13>
- Muizon, C. de, McDonald, H. G., Salas-Gismondi, R., & Urbina, M. (2004a). The evolution of feeding adaptations of the aquatic sloth *Thalassocnus*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24(2), 398–410. <https://doi.org/10.1671/2429b>
- Muizon, C. de, McDonald, H. G., Salas-Gismondi, R., & Urbina, M. (2004b). The youngest species of the aquatic sloth *Thalassocnus* and a reassessment of the relationships of the nothrothere sloths (Mammalia: Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24(2), 387–397. <https://doi.org/10.1671/2429a>
- Norris, K. S. (1980). Peripheral Sound Processing in Odontocetes. *Animal Sonar Systems*, 495–509. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-7254-7_21
- Norris, K. S., & Harvey, G. W. (1972). A Theory for the Function of the Spermaceti Organ of the Sperm Whale (*Physeter catodon* L.). *NASA Special Publication 262, Animal Orientation and Navigation*, 397–417.

- Norris, K. S., & Mohl, B. (1983). Can Odontocetes Debilitate Prey with Sound? *The American Naturalist*, 122(1), 85–104. <https://doi.org/10.1086/284120>
- O'Dea, A., Jackson, J. B. C., Fortunato, H., Smith, J. T., D'Croz, L., Johnson, K. G., & Todd, J. A. (2007). Environmental change preceded Caribbean extinction by 2 million years. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(13), 5501–5506. <https://doi.org/10.1073/pnas.0610947104>
- O'Dea, A., Lessios, H. A., Coates, A. G., Eytan, R. I., Restrepo-Moreno, S. A., Cione, A. L., ... Jackson, J. B. C. (2016). Formation of the Isthmus of Panama. *Science Advances*, 2(8), e1600883–e1600883. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1600883>
- Omura, H. (1950). On the body weight of sperm and sei whales located in the adjacent waters of Japan. *Sci. Rpts. Whales Res. Inst.*, 4, 1–13.
- Otani, T., & Hosokawa, A. (1998). Effects of the structural anisotropy and the porosi ~ on ultrasonic wave propagation bovine cancellous bone. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 9, 2505–2506.
- Owen, R. (1835). XXXIX. On the Osteology of the Chimpanzee and Orang Utan. *The Transactions of the Zoological Society of London*, 1(4), 343–379. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1835.tb00635.x>
- Owen, R. (1866). On some Indian Cetacea collected by Walter Elliot, Esq. *The Transactions of the Zoological Society of London*, 6(1), 17–47. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1866.tb00570.x>
- Pérez, L. M., Cione, A. L., Cozzuol, M., & Varela, A. N. (2011). A sperm whale (cetacea: Physeteroidea) from the parana formation (late miocene) of entre rios, argentina. environment and taphonomy. *Ameghiniana*, 48(4), 648–654. [https://doi.org/10.5710/AMGH.v48i3\(425\)](https://doi.org/10.5710/AMGH.v48i3(425))

- Perrin, W. F. (1975). Variation of spotted and spinner porpoise (genus *Stenella*) in the Eastern Pacific and Hawaii. *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography* . (21), 1-212.
- Perrin, W. F., Wursig, B., & Thewissen, J. G. M. (2009). Encyclopedia of Marine Mammals. *Encyclopedia of Marine Mammals*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.X0001-6>
- Pilleri, G. (1987). The cetaceans of the Italian Pliocene, 160 pp.
- Pilleri, G. (1989). *Balaenoptera siberi*, ein neuer spätmiozäner bartenwal aus der Pisco-formation Perus. *Beiträge Zur Palaontologie Der Cetaceen Perus*, 65–84.
- Pilleri, G., & Gühr, M. (1970). The central nervous system of the mysticete and odontocete whales. *Investigations on Cetacea*, 2, 87–135.
- Pilleri, G., & Siber, H. J. (1989a). Neuer Spätmiozäner cetotherid (Cetacea, Mysticeti) aus der Pisco Formation Perus. *Beiträge Zur Palaontologie Der Cetaceen Perus*, 109–115.
- Pilleri, G., & Siber, H. J. (1989b). *Piscorhynchus aenigmaticus*, ein neuer Miozäner Zahnwal aus der Pisco-Formation Perus. *Beiträge Zur Palaontologie Der Cetaceen Perus*, 195–203.
- Post, K., & Bosselaers, M. (2005). Late Pliocene occurrence of *Hemisyntrachelus* (Odontoceti, Delphinidae) in the southern. *Deinsea*, (1936), 29–46.
- Pyenson, N. D., Gutstein, C. S., Parham, J. F., Le Roux, J. P., Chavarría, C. C., Little, H., Suárez, M. E. (2014). Repeated mass strandings of Miocene marine mammals from Atacama Region of Chile point to sudden death at sea. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1781), 20133316–20133316. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.3316>

- Pyenson, N. D., & Sponberg, S. N. (2011). Reconstructing Body Size in Extinct Crown Cetacea (Neoceti) Using Allometry, Phylogenetic Methods and Tests from the Fossil Record. *Journal of Mammalian Evolution*, 18(4), 269–288. <https://doi.org/10.1007/s10914-011-9170-1>
- Pyenson, N. D., Vélez-Juarbe, J., Gutstein, C. S., Little, H., Vigil, D., & O'Dea, A. (2015). *Isthminia panamensis*, a new fossil inioid (Mammalia, Cetacea) from the Chagres Formation of Panama and the evolution of 'river dolphins' in the Americas. *PeerJ*, 3, e1227. <https://doi.org/10.7717/peerj.1227>
- Rauschmann, M. A., Huggenberger, S., Kossatz, L. S., & Oelschläger, H. H. A. (2006). Head morphology in perinatal dolphins: A window into phylogeny and ontogeny. *Journal of Morphology*, 267(11), 1295–1315. <https://doi.org/10.1002/jmor.10477>
- Raven, H. C., & Gregory, W. K. (1933). The spermaceti organ and nasal passages of the sperm whale (*Physeter catodon*) and other odontocetes. *American Museum Novitates*, 677, 1–18.
- Reyes, J. C. (2009). *Ballenas, delfines y otros cetáceos de Perú. Una fuente de información*. 1-159.
- Richardson, M. K., & Chipman, A. D. (2003). Developmental Constraints in a Comparative Framework: A Test Case Using Variations in Phalanx Number during Amniote Evolution. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 296(1), 8–22. <https://doi.org/10.1002/jez.b.13>
- Ricqlès, A., & De Buffrénil, V. (2001). Bone histology, heterocronies and the return of tetrapods to life in water: were are we? In *Secondary adaptation of tetrapods to life in water* (p. 367).
- Rommel, S. A. (1990). Osteology of the bottlenose dolphin. *The Bottlenose*

- Dolphin*. 1, 29-49 <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-440280-5.50006-8>
- Saetersdal, G., Mejia, J. G., & Ramirez, P. (1963). La caza de cachalote en el Perú. Estadísticas de captura para los años 1947-1961 y un intento de analizar las condiciones de la población en el periodo 1954-1961. *Boletín Del Instituto de Investigación de Recursos Marinos*, 1(3), 45–84.
- Sanders, A. E., & Geisler, J. H. (2015). A new basal odontocete from the upper rupelian of South Carolina, U.S.A., with contributions to the systematics of xenorophus and mirocetus (Mammalia, Cetacea). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35(1). <https://doi.org/10.1080/02724634.2014.890107>
- Schulte, H. von. (1917). The skull of *Kogia breviceps* Blainv. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 37(17), 361.
- Schulte, H. von, & Forest Smith, M. de. (1918). The external characters, skeletal muscles, and peripheral nerves of *Kogia breviceps* (Blainville). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 38(2):7-72.
- Sereno, P. C. (1999). Definitions in Phylogenetic Taxonomy: Critique and Rationale. *Systematic Biology*, 48(2), 329–351. <https://doi.org/10.1080/106351599260328>
- Shimada, K., Chandler, R. E., Lam, O. L. T., Tanaka, T., & Ward, D. J. (2017). A new elusive otodontid shark (Lamniformes: Otodontidae) from the lower Miocene, and comments on the taxonomy of otodontid genera, including the ‘megatoothed’ clade. *Historical Biology*, 29(5), 704–714. <https://doi.org/10.1080/08912963.2016.1236795>
- Slijper, E. J. (1962). *Whales*. New York: Basic Books. 475pp
- Solari, S., & Baker, R. J. (2007). Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. *Journal of Mammalogy*, 88(3), 824–830.

<https://doi.org/10.1644/06-MAMM-R-422.1>

- Steeman, M. E., Hebsgaard, M. B., Fordyce, R. E., Ho, S. Y. W., Rabosky, D. L., Nielsen, R., ... Willerslev, E. (2009). Radiation of extant cetaceans driven by restructuring of the oceans. *Systematic Biology*, 58(6), 573–585. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syp060>
- Stucchi, M. (2002). Una nueva especie de *Spheniscus* (Aves: Spheniscidae) de la Formación Pisco, Perú. *Boletín de La Sociedad Geológica Del Perú*, 94, 17–24.
- Stucchi, M. (2003). Los piqueros fósiles de la formación Pisco, Perú. *Boletín de La Sociedad Geologica Del Peru*, 95, 75–91.
- Stucchi, M. (2007). Los pingüinos de la formación pisco (Neógeno), Perú. In E. Díaz-Martínez & I. Rábano (Eds.), *Instituto Geológico y Minero de España*, 8, 367–373).
- Stucchi, M. (2013). Presencia del Cóndor Andino (*Vultur gryphus*) en la costa peruana. *Boletín de Lima*, 155, 124–133.
- Stucchi, M., & Emslie, S. D. (2005). A New Condor (Ciconiiformes, Vulturidae) From the Late Miocene/Early Pliocene Pisco Formation, Peru. *The Condor*, 107(1), 107. <https://doi.org/10.1650/7475>
- Stucchi, M., & Urbina, M. (2004). *Ramphastosula* (Aves, Sulidae): a new genus from the early Pliocene of the Pisco Formation, Peru. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24(4), 974–978. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2004\)024](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2004)024)
- Stucchi, M., Varas-Malca, R. M., & Urbina, M. (2015). New Miocene sulid birds from Peru and considerations on their Neogene fossil record in the Eastern Pacific Ocean. *Acta Palaeontologica Polonica*, 61(2), 471–427. <https://doi.org/10.4202/app.00170.2015>

- Swofford, D. L. (2000). PAUP*. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods)*’, Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Thornton, S. W., Mclellan, W. A., Rommel, S. A., Dillaman, R. M., Nowacek, D. P., Koopman, H. N., & Ann Pabst, D. (2015). Morphology of the Nasal Apparatus in Pygmy (*Kogia breviceps*) and Dwarf (*K. sima*) Sperm Whales. *Anatomical Record*, 298(7), 1301–1326. <https://doi.org/10.1002/ar.23168>
- Turnbull, W. D. (1970). Mammalian masticatory apparatus. *Fieldiana: Geology*. <https://doi.org/10.2307/1378712>
- Uhen, M. D. (2010). The Origin(s) of Whales. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 38(1), 189–219. <https://doi.org/10.1146/annurev-earth-040809-152453>
- Urbina, M., & Stucchi, M. (2005). Los cormoranes (Aves; Phalacrocoracidae) del Mio-Plioceno de la formación Pisco, Perú. *Boletín de La Sociedad Geológica Del Perú*, 99, 41–49.
- Valenzuela-Toro, A. M., Gutstein, C. S., Varas-Malca, R. M., Suarez, M. E., & Pyenson, N. D. (2013). Pinniped turnover in the South Pacific Ocean: New evidence from the Plio-Pleistocene of the Atacama Desert, Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33(1), 216–223. <https://doi.org/10.1080/02724634.2012.710282>
- Vélez-Juarbe, J. (2017). A new stem odontocete from the late Oligocene Pysht Formation in Washington State, U.S.A. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 37(5). <https://doi.org/10.1080/02724634.2017.1366916>
- Vélez-Juarbe, J., Wood, A. R., De Gracia, C., & Hendy, A. J. W. (2015). Evolutionary patterns among living and fossil kogiid sperm whales: Evidence from the neogene of Central America. *PLoS ONE*, 10(4), 1–29.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123909>

- Weilgart, L. S., & Whitehead, H. (1988). Distinctive vocalizations from mature male sperm whales (*Physeter macrocephalus*). *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 66(9), 1931–1937. <https://doi.org/10.1139/z88-282>
- Werth, A. J. (2000). Feeding in Marine Mammals. *Feeding*, 487–526. <https://doi.org/10.1016/B978-012632590-4/50017-4>
- Werth, A. J. (2004). Functional Morphology of the Sperm Whale (*Physeter macrocephalus*) Tongue, with Reference to Suction Feeding. *Aquatic Mammals*, 30(3), 405–418. <https://doi.org/10.1578/AM.30.3.2004.405>
- Werth, A. J. (2006). Mandibular and Dental Variation and the Evolution of Suction Feeding in Odontoceti. *Journal of Mammalogy*, 87(3), 579–588. <https://doi.org/10.1644/05-MAMM-A-279R1.1>
- Werth, A. J. (2007). Adaptations of the cetacean hyolingual apparatus for aquatic feeding and thermoregulation. *Anatomical Record*, 290(6), 546–568. <https://doi.org/10.1002/ar.20538>
- Whitehead, H., MacLeod, C. D., & Rodhouse, P. (2003). Differences in niche breadth among some teuthivorous mesopelagic marine mammals. *Marine Mammal Science*, 19(2), 400–406. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2003.tb01118.x>
- Whitmore, F. C., & Kaltenbach, J. A. (2008). Neogene Cetacea of the Lee Creek Phosphate Mine, North Carolina. *Virginia Museum of Natural History Special Publication*, 14(14), 181–269.
- Wible, J. R., & Gaudin, T. J. (2004). On the cranial osteology of the yellow armadillo *Euphractus sexcinctus* (Dasypodidae, Xenarthra, Placentalia).

Annals of Carnegie Museum.

Wiley, E. O., & Lieberman, B. S. (2011). *Phylogenetics: Theory and Practice of Phylogenetic Systematics. Theory and Practice.*

<https://doi.org/10.2307/3280934>

Yamada, M. (1953). Contribution to the anatomy of the organ of hearing of whales. *Sci Rep Whales Res Inst*, 8, 3–79.

Yamagiwa, D., Endo, H., Nakanishi, I., Kusanagi, A., Kurohmaru, M., & Hayashi, Y. (1999). Anatomy of the cranial nerve foramina in the Risso's dolphin (*Grampus griseus*). *Annals of Anatomy*, 181(3), 293–297.

[https://doi.org/10.1016/S0940-9602\(99\)80048-X](https://doi.org/10.1016/S0940-9602(99)80048-X)

Zotti, A., Poggi, R., & Cozzi, B. (2009). Exceptional bone density DXA values of the rostrum of a deep-diving marine mammal: A new technical insight in the adaptation of bone to aquatic life. *Skeletal Radiology*, 38(12), 1123–1125.

<https://doi.org/10.1007/s00256-009-0647-4>

ANEXOS

Anexo 1. Taxones fósiles presentes en el área de Sacaco (niveles AGL, MTM & SAS)

Taxón	AGL	MTM	SAS
Elasmobranchii			
• <i>Isurus hastalis</i>	X	X	-
• <i>Isurus oxyrinchus</i>	X	-	-
• <i>Isurus escheri</i>	-	X	-
• <i>Carcharodon carcharias</i>	-	-	X
• <i>Carcharocles megalodon</i>	X	X	X
• <i>Carcharodon hubelli</i>	-	-	X
• <i>Carcharias taurus</i>	-	-	X
• <i>Carcharinus</i> sp.	X	-	X
• <i>Myliobatis</i> sp.	-	X	X
Teleostii			
• Clupeidae indet.	X	X	X
• Xiphiidae indet.	-	-	X
• Scombridae indet.	-	-	X
• Sphyraenidae indet.	X	-	X
• Ariidae indet.	X	-	X
Reptilia			
<u>Crocodylia</u>			
• <i>Piscogavialis jugaliperforatus</i>	-	X	X
• Eusuchia indet.	X	X	X

Aves			
Spheniscidae			
• <i>Spheniscus megaramphus</i>	-	X	-
• <i>Spheniscus urbinai</i>	X	X	X
• <i>Spheniscus</i> sp.	X	X	-
Phalacrocoracidae			
• <i>Phalacrocorax</i> sp.	X	X	X
Vulturidae			
• <i>Perugyps diazi</i>	-	X	-
Procellariidae			
• <i>Fulmarus</i> sp.	-	-	X
Sulidae			
• <i>Sula</i> sp.	X	X	X
• <i>Sula magna</i>	X	X	-
• <i>Sula sulita</i>	-	X	-
• <i>Morus peruvianus</i>	-	X	X
• <i>Ramphastosula ramirezi</i>	-	-	X
• <i>Ramphastosula aguirrei</i>	-	-	X
• <i>Sula</i> aff. <i>Variegata</i>	X	X	-

Pelagornithidae			
• <i>Pelagornis</i> sp.	X	X	X
Mammalia			
<u>Carnivora</u>			
Phocidae			
• <i>Acrophoca longirostris</i>	-	-	X
• <i>Acrophoca</i> sp. nov.	X	-	-
• <i>Acrophoca</i> sp.	X	X	-
• <i>Piscophoca pacifica</i>	-	-	X
• Monachinae gen sp nov. 2	X	X	X
• Monachinae gen sp nov. 4	X	-	-
• <i>Hadrokirus martini</i>	-	-	X
• <i>Australophoca changorum</i>	X	-	-
<u>Pilosa</u>			
Nothroteriidae			
• <i>Thalassocnus antiquus</i>	X	-	-
• <i>Thalassocnus natans</i>	-	X	X
• <i>Thalassocnus littoralis</i>	-	-	X
<u>Cetacea</u>			
Pontoporiidae			
• <i>Pliopontos littoralis</i>	-	-	X
• <i>Brachydelphis jahuayensis</i>	X	-	-

Odobenocetopsidae			
• <i>Odobenocetops peruvianus</i>	-	X	X
• <i>Odobenocetops leptodon</i>	-	-	X
Phocoenidae			
• <i>Piscolithax longirostris</i>	-	-	X
• <i>Piscolithax aenigmaticus</i>	X	-	-
• <i>Piscolithax</i> sp.	-	X	X
Delphinidae			
• Globicephalinae gen sp nov.	-	-	X
• <i>Hemisyntrachelus oligodon</i>	-	-	X
Ziphiidae			
• <i>Ninoziphius platyrostris</i>	X	-	X
Physeteroidea			
• <i>Acrophyseter deinodon</i>	-	X	X
• <i>Acrophyseter robustus</i> ?	X	X	-
• <i>Scaphokogia cochlearis</i>	-	X	X
• <i>Scaphokogia</i> sp.	X	-	-
• MUSM 973 Scaphokogiinae gen sp nov.	-	X	-
• <i>Koristocetus pescei</i>	-	X	-

Cetotheriidae			
• <i>Piscobalaena nana</i>	X	X	X
• Cetotheriidae gen sp. nov.	X	X	X
• <i>Miocaperea pulchra</i>	X	-	-
• Cetotheriidae indet.	X	X	-
Balaenopteridae			
• <i>Balaenoptera siberi</i>	X	-	-
• Balaenopteridae gen sp nov.	X	-	-
• <i>Incakujira anillodefuego</i>	X	-	-
<u>Sirenia</u>			
Dugongidae			
• <i>Nanosiren</i> sp.	X	-	X

Anexo 2. Matriz filogenética empleada

	5					10									
<i>Zygorhiza kochii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0	0	0	?	
<i>Cynthiacetus peruvianus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0	0	0	?	
<i>Agorophius pygmaeus</i>	?	?	0	1	0	0	?	1	?	0	0	0	0	0	
<i>Eudelphis mortezelensis</i>	1	0	1	?	0	0	?	1	0	0	1	?	?	0	
<i>Zygophyseter varolai</i>	1	0	1	1	0	0	1	1	0	2	1	1	0	1	
<i>Brygmophyseter shigensis</i>	?	?	1	?	?	0	?	1	0	2	1	1	0	1	
<i>Acrophyseter deinodon</i>	2	0	1	1	0	0	0	?	0	3	?	1	0	0	
<i>Acrophyseter robustus</i>	?	?	1	1	0	0	?	2	0	2	1	1	0	?	
<i>Acrophyseter spp.</i>	0	0	1	1	0	0	0	2	0	?	?	?	?	0	
<i>Livyatan melvillei</i>	2	1	2	1	1	0	1	2	0	2	?	1	0	0	
<i>Aulo (Patagophyseter) rionegrensis</i>	?	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	
<i>Orycterocetus crocodilinus</i>	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	
<i>Physeterula dubusi</i>	0	?	1	0	?	0	?	1	0	2	1	1	0	1	
<i>Idiorophus patagonicus</i>	0	0	1	1	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	
<i>Diaphorocetus poucheti</i>	0	0	1	1	0	0	?	1	0	2	1	1	0	1	
<i>Placoziphius duboisi</i>	?	0	1	2	0	?	?	1	0	?	1	1	0	1	
<i>Aulophyseter morricei</i>	1	0	1	0	0	1	1	1	0	2	1	1	0	1	
<i>Physeter macrocephalus</i>	0/1	0	2	2	1	1	?	1	0	3	1	1	0	1	
<i>Idiophyseter merriami</i>	?	?	?	?	?	1	?	?	0	2	1	1	0	?	
<i>Aprixokogia kelloggi</i>	?	?	2	?	?	0	?	1	0	0	1	1	1	1	
<i>Scaphokogia cochlearis</i>	1	1	1	1	1	1	1	2	0	0	1	0	1	1	
<i>Praekogia cedrosensis</i>	?	?	1	?	?	?	?	2	1	0	1	0	1	?	
<i>Kogia breviceps</i>	2	1	2	2	0	1	1	2	1	0	1	0	1	1	
<i>Koristocetus pescei</i>	2	1	1	2	0	0	1	2	1	3	1	0	1	1	
<i>Nanokogia isthmia</i>	2	1	1	1	0	1	1	2	1	0	1	0	1	1	
MUSM 3405	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	
<i>Kogia sima</i>	2	1	2	2	0	1	1	2	1	0	1	0	1	1	
<i>Kogia pusilla</i>	2	1	2	2	0	1	?	2	1	?	1	0	1	?	
MUSM 973	2	1	1	1	1	1	1	2	0	0	1	0	1	1	

	15				20				25					
<i>Zygorhiza kochii</i>	?	?	0	0	?	?	0	0	0	?	0	0	0	0
<i>Cynthiacetus peruvianus</i>	?	?	0	0	?	?	0	0	0	?	0	0	0	0
<i>Agorophius pygmaeus</i>	0	0	0	0	?	0	?	0	1	0	0	0	0	0
<i>Eudelphis mortezelensis</i>	1	?	1	?	0	?	?	?	?	?	?	1	0	0
<i>Zygophyseter varolai</i>	1	2	1	1	1	?	1	0	0	1	0	1	1	0
<i>Brygmophyseter shigensis</i>	?	?	1	?	?	?	?	?	1	1	0	1	1	0
<i>Acrophyseter deinodon</i>	1	1	1	0	1	0	?	?	0	2	0	1	1	0
<i>Acrophyseter robustus</i>	0	1	1	0	1	0	1	0	0	2	0	1	1	0
<i>Acrophyseter spp.</i>	?	?	1	?	?	?	?	?	0	?	0	1	1	0
<i>Livyatan melvillei</i>	?	?	?	?	0	0	1	?	1	2	0	1	?	0
<i>Aulo (Patagophyseter) rionegrensis</i>	0	1	1	1	0	0	?	0	1	1	0	1	1	0
<i>Orycterocetus crocodilinus</i>	0	1	1	1	0	1	?	0	1	1	1	1	1	0
<i>Physeterula dubusi</i>	?	?	1	?	0	0	?	?	1	1	?	1	1	0
<i>Idiorophus patagonicus</i>	?	?	?	?	0	?	?	?	1	1	?	?	?	?
<i>Diaphorocetus poucheti</i>	1	1	?	?	0	?	?	?	1	?	0	1	1	0
<i>Placoziphius duboisi</i>	1	1	?	1	0	?	?	0	1	1	?	1	1	0
<i>Aulophyseter morricei</i>	0	2	1	1	0	0	1	0	2	2	2	1	1	0
<i>Physeter macrocephalus</i>	0	2	1	1	0	0	1	0	2	2	2	1	1	0
<i>Idiophyseter merriami</i>	1	2	1	?	0	?	?	?	2	2	1	?	?	?
<i>Aprixokogia kelloggi</i>	0	2	1	2	0	1	1	1	2	1	0	1	1	1
<i>Scaphokogia cochlearis</i>	0	2	1	2	0	1	1	1	2	1	0	1	1	1
<i>Praekogia cedrosensis</i>	?	?	1	2	0	1	?	1	?	1	1	1	0	2
<i>Kogia breviceps</i>	0	1/2	1	2	0	1	1	1	2	2	2	1	0	2
<i>Koristocetus pescei</i>	?	?	1	2	0	?	1	1	?	1	0	1	1	2
<i>Nanokogia isthmia</i>	?	?	1	2	0	1	1	0	2	1	0	1	0	2
MUSM 3405	0	1	1	2	0	1	1	1	2	1	?	?	?	?
<i>Kogia sima</i>	0	1/2	1	2	0	1	1	1	2	2	2	1	0	2
<i>Kogia pusilla</i>	?	?	1	2	0	1	1	1	2	1	?	?	?	?
MUSM 973	0	1	1	2	0	1	1	0	2	1	0	1	1	0

	30					35					40				
<i>Zygorhiza kochii</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	
<i>Cynthiacetus peruvianus</i>	2	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	
<i>Agorophius pygmaeus</i>	0	?	0	0	?	?	?	0	?	?	?	1	0	0	
<i>Eudelphis mortezelensis</i>	?	1	?	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?	?	
<i>Zygophyseter varolai</i>	?	1	2	?	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	
<i>Brygmophyseter shigensis</i>	1	?	?	?	?	?	1	0	1	?	1	?	?	?	
<i>Acrophyseter deinodon</i>	1	?	2	?	1	1	1	0	1	0	1	1	?	?	
<i>Acrophyseter robustus</i>	1	?	?	?	1	?	1	0	?	?	1	1	0	?	
<i>Acrophyseter spp.</i>	?	?	?	?	?	?	1	0	?	0	1	1	?	0	
<i>Livyatan melvillei</i>	?	2	?	?	?	?	1	0	0	1	1	1	0	?	
<i>Aulo (Patagophyseter) rionegrensis</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	2	?	1	2	0	0	
<i>Orycterocetus crocodilinus</i>	2	2	2	0	1	1	0	1	2	?	?	2	0	?	
<i>Physeterula dubusi</i>	2	2	?	?	?	?	0	1	2	1	?	?	0	0	
<i>Idiorophus patagonicus</i>	?	?	?	?	?	?	0	1	2	1	?	?	0	?	
<i>Diaphorocetus poucheti</i>	0	2	?	?	?	?	0	?	?	?	?	2	0	?	
<i>Placoziphius duboisi</i>	?	2	?	?	?	?	?	0	?	?	?	2	0	?	
<i>Aulophyseter morricei</i>	2	2	2	0	1	1	0	1	2	?	0	2	0	0	
<i>Physeter macrocephalus</i>	2	2	2	0	1	1	0	1	2	1	0/1	2	0	0	
<i>Idiophyseter merriami</i>	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Aprixokogia kelloggi</i>	2	2	?	?	?	?	?	1	?	?	?	1	1	1	
<i>Scaphokogia cochlearis</i>	2	?	2	1	1	1	0	1	?	?	?	2	1	?	
<i>Praekogia cedrosensis</i>	1	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	
<i>Kogia breviceps</i>	1/2	2	2	1	1	1	0	1	0/1/2	1	0/1	2	1	1	
<i>Koristocetus pescei</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	1	0	
<i>Nanokogia isthmia</i>	1	2	?	?	?	?	0	?	1	1	?	2	1	1	
MUSM 3405	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	1	0	
<i>Kogia sima</i>	1/2	2	2	1	1	1	0	1	0/1/2	1	0/1	2	1	1	
<i>Kogia pusilla</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	
MUSM 973	2	2	?	?	?	?	0	1	?	?	?	2	1	1	

	45					50					55				
<i>Zygorhiza kochii</i>	0	0	0	0	0	0	0	?	0	?	0	0	0	0	0
<i>Cynthiacetus peruvianus</i>	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0
<i>Agorophius pygmaeus</i>	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	0	0	?	0	0
<i>Eudelphis mortezelensis</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	0	0	?	?	?
<i>Zygophyseter varolai</i>	?	0	0	?	2	?	0	1	1	?	0	0	0	0	0
<i>Brygmophyseter shigensis</i>	0	?	?	?	?	?	0	?	?	1	1	?	0	0	0
<i>Acrophyseter deinodon</i>	0	?	0	1	2	0	1	1	?	?	0	0	0	0	0
<i>Acrophyseter robustus</i>	0	0	0	1	?	?	1	?	1	1	0	0	0	0	0
<i>Acrophyseter spp.</i>	?	?	0	1	?	?	?	?	?	?	1	0	0	0	0
<i>Livyatan melvillei</i>	0	?	1	?	?	?	?	1	?	?	0	?	0	0	0
<i>Aulo (Patagophyseter) rionegrensis</i>	1	?	0	?	?	?	0	?	?	?	1	0	0	0	0
<i>Orycterocetus crocodilinus</i>	0	0	1	0	1	1	?	?	?	?	0	0	0	0	0
<i>Physeterula dubusi</i>	0	?	?	0	?	?	0	1	?	?	?	2	?	0	0
<i>Idiorophus patagonicus</i>	0	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Diaphorocetus poucheti</i>	1	?	1	0	?	?	?	?	?	?	0	0	?	?	?
<i>Placoziphius duboisi</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	0	?	0	?	?	?	?
<i>Aulophyseter morricei</i>	1	?	1	0	1	0	0	?	?	?	1	?	0	0	0
<i>Physeter macrocephalus</i>	1	1	1	0	1	1	0	1	0	2	0	1	0	0	0
<i>Idiophyseter merriami</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0
<i>Aprixokogia kelloggi</i>	0	2	1	0	?	?	?	?	?	?	0	1	0	0	0
<i>Scaphokogia cochlearis</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1
<i>Praekogia cedrosensis</i>	1	?	1	0	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?
<i>Kogia breviceps</i>	1	2	1	0	2	1	2	2	?	2	0	1	0	0	0
<i>Koristocetus pescei</i>	0	?	1	?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	0	0
<i>Nanokogia isthmia</i>	1	2	1	0	?	?	0	?	?	?	0	1	0	0	0
MUSM 3405	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	0	1	1
<i>Kogia sima</i>	1	2	1	0	2	1	2	2	?	2	0	1	0	0	0
<i>Kogia pusilla</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	0	0	0
MUSM 973	1	?	1	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1

Anexo 3. Descripción de los caracteres morfológicos empleados

1. Largo del rostro (proporción: largo de rostro/ancho bicigomático =X).
 0. Rostro alargado ($X > 1.2$).
 1. Rostro intermedio ($1.2 > X > 0.95$).
 2. Rostro corto ($0.95 > X$).
2. Maxilar, premaxilar y vómer alcanzan el extremo distal del rostro. Extremo del rostro formado no solo por los premaxilares.
 0. Ausente. Extremo distal del rostro formado únicamente por los premaxilares.
 1. Presente. Extremo distal del rostro formado por premaxilares, maxilares y vómer.
3. Cuenca supracraneal del cráneo.
 0. Ausente.
 1. Presente.
 2. Presente y extendida hacia la superficie dorsal del rostro.
4. Exposición dorsal de los maxilares en el rostro.
 0. Exposición limitada a menos de la mitad del largo del rostro.
 1. Maxilares expuestos más de la mitad del rostro, más angostos que los premaxilares.
 2. Maxilares expuestos más de la mitad del largo del rostro, más anchos que los premaxilares.
5. Constricción de los premaxilares anterior a la muesca antorbital, seguido de una expansión (también anterior). Diferenciado por la orientación de la sutura maxilar-premaxilar.

- 0. Constricción ausente, sutura entre maxilar y premaxilar en el rostro dirigida hacia adelante.
 - 1. Constricción presente, sutura entre maxilar y premaxilar claramente dirigida anterolateralmente.
- 6. Dientes superiores
 - 0. Alveolos muy profundos
 - 1. Alveolos muy reducidos (presencia de un surco alveolar) o ausentes
- 7. Dientes en el premaxilar.
 - 0. Presentes.
 - 1. Ausentes.
- 8. Muesca antorbital.
 - 0. Ausente.
 - 1. Presente.
 - 2. Presente y convertida en un surco estrecho.
- 9. Posición de la muesca antorbital.
 - 0. Fuera de la cuenca supracraneal.
 - 1. Dentro de la cuenca supracraneal.
- 10. Número y tamaño de los forámenes infraorbitales presentes en el área de la muesca anterior derecha y posteriores a esta.
 - 0. Tamaño pequeño a medio, al menos 3-4.
 - 1. Tres grandes forámenes.
 - 2. Dos grandes forámenes.
 - 3. Un gran foramen (Incisión del maxilar).
- 11. Extensión del premaxilar derecho.

- 0. Posteriormente extendido como el premaxilar izquierdo.
 - 1. Extendido muy posteriormente sobre el premaxilar izquierdo.
12. Premaxilar derecho.
- 0. Sin ensanchamiento posterior.
 - 1. Extremo posterior del premaxilar derecho lateralmente ensanchado, ocupando al menos un tercio del ancho de la cuenca supracraneal.
13. Presencia de una cresta sagital.
- 0. Ausente.
 - 1. Presente, a manera de una saliente cortante cubierta por el premaxilar derecho.
14. Reducción del foramen del premaxilar izquierdo
- 0. Ausente, foramen presente sin reducción.
 - 1. Presente, foramen reducido.
15. Incremento del tamaño del foramen del premaxilar derecho. Proporción:
- ancho del foramen/ ancho del premaxilar a nivel del foramen.
- 0. Ausente, foramen de tamaño pequeño (proporción menor a 0.2).
 - 1. Presente, foramen de gran tamaño (proporción mayor a 0.2).
16. Nivel del foramen premaxilar derecho.
- 0. Muy anterior a la muesca antorbital.
 - 1. Ligeramente anterior a la muesca antorbital.
 - 2. Al mismo nivel o posterior a la muesca antorbital.
17. Asimetría de las narinas óseas.
- 0. Ausente o reducida.
 - 1. Bien definida, narina izquierda más grande que la derecha.

18. Ausencia de nasales.

- 0. Ambos nasales presentes.
- 1. Un nasal presente, uno ausente.
- 2. Ningún nasal presente.

19. Ensanchamiento de la cavidad supracraneal hacia el lado derecho.

- 0. Ausente.
- 1. Presente, la cuenca sobrepasa la cuenca ocular derecha.

20. Maxilar derecho, llegando al plano sagital del cráneo en la cresta occipital de la cuenca supracraneal.

- 0. Ausente.
- 1. Presente.

21. Fusión del lacrimal y jugal.

- 0. Ausente.
- 1. Presente.

22. Protección del lacrimojugal entre el frontal y el maxilar.

- 0. Corta/ausente.
- 1. Larga.

23. Nivel dorsoventral del proceso preorbital del frontal.

- 0. Más alto que el margen lateral de la base del rostro.
- 1. Aproximadamente al mismo nivel.
- 2. Considerablemente bajo.

24. Compresión del frontal, debido a la extensión ventral del maxilar, evidenciado en el ángulo de la sutura del frontal y maxilar (cráneo en vista lateral) respecto al eje del cráneo.

- 0. Frontal alargado, ángulo entre la sutura frontomaxilar y el eje craneal menor a 15°.
- 1. Frontal de aspecto cuadrangular, ángulo entre 15°-35°.
- 2. Frontal comprimido anterodorsalmente, ángulo mayor a 35°.

25. Fosa temporal.

- 0. Anteroposteriormente más larga que la distancia entre el proceso preorbital del maxilar y la pared anterior de la fosa temporal.
- 1. Aproximadamente del mismo largo.
- 2. Distintamente más corta.

26. Proceso cigomático en vista lateral.

- 0. Forma de "L", con el margen dorsal arqueado ventralmente en su porción posterior.
- 1. Triangular, con el margen dorsal arqueado dorsalmente en su porción posterior.

27. Proceso postglenoideo del escamoso .

- 0. Más largo ventralmente que el proceso post-timpánico.
- 1. De longitud similar al proceso post-timpánico.

28. Muesca ancha posterior al proceso postglenoideo del escamoso para el elongado proceso posterior del timpánico (cráneo en vista lateral).

- 0. Ausente.
- 1. Presente, pero solo desarrollada parcialmente. Concavidad paraoccipital moderadamente excavada.
- 2. Presente y bien desarrollado, concavidad paraoccipital transformada en un ancho y pronunciado surco.

29. Escudo occipital.

- 0. Convexo y con una leve desviación respecto al eje del cráneo.
- 1. Plano, con una desviación fuerte respecto al eje del cráneo.
- 2. Cóncavo, perpendicular al eje del cráneo.

30. Proceso falciforme del escamoso.

- 0. Con contacto con su pterigoide correspondiente.
- 1. Formando una placa delgada sin llegar a contactar su pterigoide.
- 2. Reducida a un simple osículo o ausente.

31. Faceta anterior, bullar del periótico.

- 0. Muy alargada anteroposteriormente.
- 1. Reducida.
- 2. Muy reducida o ausente.

32. Extensión posterior del proceso posterior del periótico paralelo al plano general del hueso y no orientado ventralmente.

- 0. Ausente.
- 1. Presente.

33. Osículo accesorio de la bulla timpánica.

- 0. Ausente.
- 1. Presente.
- 2. Presente y parcialmente fusionada con el proceso anterior.

34. Involucrum de la bulla timpánica con una evidente concavidad central, visible en vista ventral y medial debido a la marcada paquiostosis de la porción anterior y posterior.

- 0. Ausente.
- 1. Presente.

35. Tamaño de los dientes. Diámetro mayor de la raíz expresada como un porcentaje (%) del ancho máximo del cráneo (ancho bicigomático o a la altura del proceso postorbital).
0. Pequeño. Menor a 5%.
 1. Grandes. Mucho mayor a 5%.
36. Pérdida del esmalte dental.
0. Esmalte presente.
 1. Esmalte ausente (Pérdida de esmalte).
37. Número de dientes mandibulares.
0. Once dientes mandibulares.
 1. Doce a catorce dientes mandibulares.
 2. Más de 14 dientes mandibulares.
38. Compresión labiolingual de los dientes posteriores inferiores (porción fuera del alveolo).
0. Fuerte.
 1. Débil o ausente.
39. Posición ventral del cóndilo mandibular.
0. Ausente, proceso angular bien desarrollado.
 1. Presente, proceso angular reducido o ausente.
40. Nivel anteroposterior del último alveolo superior o final posterior del surco alveolar vestigial.
0. Posterior al proceso antorbital.
 1. Al nivel de la muesca antorbital o sutilmente anterior.
 2. Distintamente anterior a la muesca.
41. Margen lateral del proceso supraorbital del maxilar.

- 0. Dorsoventralmente afinado.
- 1. Creando una pared subvertical, considerablemente engrosada dorsoventralmente.

42. Proceso postorbital del frontal.

- 0. Con una extensión moderada posteroventral.
- 1. Muy extendido ventralmente (largo vertical del proceso postorbital igual o mayor que la longitud horizontal de la órbita) con una correspondiente baja posición del proceso cigomático del escamoso.

43. Altura de la fosa temporal.

- 0. Margen de la fosa temporal alcanzando el punto más alto del cráneo o parcialmente por debajo.
- 1. Muy por debajo del punto más alto, no alcanzando ni la mitad del alto del cráneo.

44. Contacto entre el jugal y el proceso cigomático del escamoso.

- 0. Contacto anteroposteriormente largo.
- 1. Proporcionalmente corto, contacto redondeado.
- 2. Sin contacto.

45. Largo del proceso cigomático del escamoso (largo horizontal) desde el extremo anterior desde el extremo anterior al margen posterior del escamoso.

- 0. Proporción entre el largo del proceso y el ancho bicigomático > 0.35 .
- 1. Proporción < 0.35 .

46. Presencia de un surco rectilíneo y profundo en la una cavidad medial a timpánico escamosa de la superficie ventral del escamoso, del proceso espinoso a la fosa temporal.
0. Ausente o proco profunda y pobremente delimitada.
 1. Presente.
47. Proceso dorsal del periótico.
0. Dorsalmente extendido y alargado anteroposteriormente.
 1. Anteroposteriormente corto, pero extendido dorsalmente más allá del margen medial del meato acústico interno.
 2. Dorsalmente corto.
48. Margen posteromedial de la pars cochlearis en vista dorsal.
0. Angular.
 1. Aplastada, apenas convexa y aproximadamente continua con el margen posterior del proceso dorsal.
49. Curvatura de la mandíbula en vista dorsal.
0. Ausente o reducida, margen ventral más o menos rectilíneo o elevándose moderadamente anterodorsalmente.
 1. Presente y conspicuo.
 2. Presente, margen ventral cóncavo.
50. Ángulo sinfiseal de la mandíbula.
0. Menor a 35° , baja convergencia de los dentarios en el tercio posterior de la mandíbula.
 1. Entre 35° - 55° , moderada convergencia de los dentarios.
 2. Mayor a 55° , fuerte convergencia de los dentarios.
51. Margen lateral del atlas.

- 0. Aproximadamente rectilíneo o lateralmente cóncavo.
- 1. Convexo, con el proceso transversal apuntando lateralmente a media altura del hueso.

52. Muesca en la margen anterior del basihiel.

- 0. Muesca ancha y poco profunda.
- 1. Muesca angosta y profunda.
- 2. Sin muesca, margen anterior rectilíneo o convexo.

53. Surco mesorostral.

- 0. Abierto.
- 1. Parcialmente abierto.
- 2. Cerrado a nivel de las muescas antorbitales, con los premaxilares en ángulo hacia abajo dentro de la línea media.

54. Eje longitudinal del cráneo.

- 0. Más o menos paralelo al eje longitudinal del cuerpo (perpendicular a la superficie de los cóndilos occipitales).
- 1. Proyectado ventralmente.

55. Desarrollo tubular del rostro. Proporción entre el alto del rostro y el ancho, a mitad del mismo.

- 0. Rostro aplanado, proporción entre el alto y el ancho del rostro tomada a mitad del mismo menor a 0.8.
- 1. Rostro tubular, proporción mayor a 0.8.

56. Hipertrofia del canal mesorostral (cavidad del cartílago mesetmoides).

- 0. Ausente.
- 1. Presente.

Anexo 4. Mediciones craneales de MUSM 973

Medidas en centímetros (cm) del cráneo de MUSM 973. Abreviaciones: e = estimado, + = medida hecha en un elemento incompleto.

Medida	MUSM 973
Longitud condilobasal	40.5 cm
Largo del rostro	22.8 cm
Ancho del rostro en la base	14.3 cm
Ancho del rostro 60mm anterior al nivel de las muescas antorbitales	12.4 cm
Ancho del rostro a la mitad de su longitud	11.4 cm
Ancho de los premaxilares a la mitad del largo del rostro	5.3 cm
Ancho del rostro a tres cuartos del recorrido desde su extremo posterior	9.1 cm
Distancia desde el extremo distal del rostro hasta el límite anterior de las narinas externas	24.1 cm
Máximo ancho preorbital (ancho a nivel del proceso preorbital)	18.7+ cm
Máximo ancho postorbital (ancho a nivel del proceso postorbital)	22.3 cm
Mínimo ancho supraorbital	19.6 cm
Ancho máximo de las narinas externas	6.1 cm
Ancho máximo a través del proceso cigomático de los escamosos	24.1 cm
Ancho máximo de los premaxilares	7.2 cm
Ancho parietal máximo, entre las fosas temporales	15.2 cm

Ancho máximo a través de los procesos exoccipitales	15.6 cm
Altura vertical externa de la caja craneana, desde la línea media del basiesfenoides hasta el extremo superior del supraoccipital, sin incluir la cresta occipital	9.1 cm
Largo de la fosa temporal	10.2 cm
Alto de la fosa temporal	5.4 cm
Largo de la órbita derecha, desde el extremo posterior del proceso preorbital, hasta el extremo anterior del proceso postorbital	6.3 e cm
Largo del proceso antorbital del lacrimojugal	2.4 cm
Ancho máximo ancho de las narinas internas	4.4 cm
Longitud máxima del pterigoides	14.5 cm
Ancho máximo a través de los cóndilos occipitales	8.4 cm
Alto del foramen magnum	
Ancho del foramen magnum	10.8 cm

Anexo 5. Glosario

1. Amblygnathia: Condición derivada de algunos cetáceos, ligada al uso de succión para alimentación. Se caracteriza por poseer el rostro y la mandíbula corta y redondeada. Puede reconocerse por la presencia de una sínfisis corta y reducción del número de dientes mandibulares. Adicionalmente se encuentra ligada a la reducción del tamaño de la fosa temporal y mayor desarrollo de la superficie ventral del lacrimojugal (Werth, 2006).
2. Archaeoceti: Grupo parafilético que agrupa a diversos cetáceos primitivos en base a la retención de varias características plesiomórficas como: dentición heterodonta, reemplazo dentario, retención de miembros posteriores, ausencia de telescopía en el cráneo. Aparecieron durante el Eoceno hace 53 millones de años y su registro se extiende hasta el Oligoceno tardío hace 23 millones de años. Incluyen a las familias Pakicetidae, Ambulocetidae, Remingtonocetidae, y a los Protocetidae (Marx et al., 2016). Existe un debate si incluyen a los Basilosauridae por la reducción de los miembros posteriores, por lo que algunos autores prefieren agruparlos junto a los Neoceti en el clado Pelagiceti (Uhen, 2010).
3. Cetotheriidae: Familia de misticetos presentes desde el Oligoceno, que incluye a taxones como *Piscobalaena* Pilleri & Siber, 1989, *Herpetocetus* Van Beneden, 1872, *Cetotherium* Brandt, 1843, *Nannocetus* Kellog, 1929. Se caracteriza por poseer el proceso ascendente del maxilar extendido posteriormente sobre el proceso postorbital del frontal, límites laterales de los nasales notoriamente convergentes en la región posterior, proceso

anterior del periótico no desviado ventralmente y exposición dorsal de los frontales en el plano sagital del cráneo totalmente cubiertos por los huesos rostrales (Bouetel & Muizon, 2006).

4. Clado total: Clado conformado por un clado corona o grupo corona y todas las especies extintas que se encuentran más emparentadas al clado corona que a los otros grupos existentes (De Queiroz, 2013).
5. Cubierta vocal: Estructura de forma arriñonada compuesta por tejido conectivo tendinoso y muscular. Forma parte del complejo nasal de los physeteroideos, altamente desarrollada en kógidos. Ocupa la fosa maxilar derecha en *Kogia*, cubriendo el resto de órganos del complejo nasal. Su principal función es la contención y reflexión del sonido dentro del complejo nasal (Thornton et al., 2015).
6. Cuenca supracraneal: Denominada también cuenca circumnarial (Owen, 1866). Depresión en la región dorsal del cráneo de ciertos cetáceos como zífios o physeteroideos que se extiende del cráneo al rostro y alberga al melón o estructuras del complejo facial o nasal de estos animales (Mead & Fordyce, 2009).
7. Delphinidae: Familia de odontocetos presentes desde el Mioceno tardío, que incluye a taxones como *Grampus*, *Globicephala*, *Sotalia* y *Tursiops*. Los delfínidos se caracterizan por poseer los premaxilares distintivamente asimétricos, el desarrollo de una gran placa mesetmoidal en la pared posterior de las narinas externas y la presencia de una quilla en la superficie ventral del hamulus del pterigoides (Marx et al., 2016).

8. Eoceno: Segundo periodo geológico del Cenozoico, precedido por el Paleoceno y sucedido por el Oligoceno. Empezó hace 56.0 y terminó hace 33.9 millones de años (Cohen et al., 2014).
9. Espermaceti: Órgano de los physeteroideos, parte del complejo nasal de estos animales. Se encuentra compuesto de lípidos y grasas de densidad variable (Clarke, 1970). Su principal función es la potenciación sonora, posterior a la emisión (labios fónicos) y anterior a la focalización (melón) (Thornton et al., 2015).
10. Espiráculo: Apertura dorsal de las narinas externas. En todos los cetáceos los conductos nasales se encuentran pareados, en el caso de los misticetos el espiráculo se mantiene bipartito y en odontocetos se fusionan ambos canales. En el caso de physeteroideos solo el conducto izquierdo se mantiene funcional (Cozzi et al., 2016).
11. Grupo corona: El grupo corona consiste en el último ancestro en común de un clado y todos sus descendientes modernos o sobrevivientes (Budd & Jensen, 2000; Jefferies, 1979).
12. Hamulus: Ángulo posteroventral del pterigoides de forma ganchuda derivada del proceso interno de la lámina pterigoidea. El tendón del músculo tensor del velo del paladar se ancla alrededor de este gancho (Mead & Fordyce, 2009; Turnbull, 1970).
13. Hiperfalangia: Condición caracterizada por el incremento en el número de falanges por dígito por sobre la condición plesiomórfica de 2/3/4/5/4 para la mayoría de amniotas y por sobre 2/3/3/3/3 para la mayoría de mamíferos (Richardson & Chipman, 2003). El número de falanges en

mamíferos se deriva de la condición ancestral de los cinodontes de 2/3/4/5/4-3 (Cooper et al., 2007).

14. Homoplasia: Similitud alcanzada por evolución en diferentes partes del árbol de la vida (Lankester, 1870). Las homoplasias tienen diversos orígenes evolutivos y representan diferentes (a pesar de ser similares) novedades evolutivas (Wiley & Lieberman, 2011).
15. Involucrum: El involucrum de la bulla timpánica es la parte medial redondeada, engrosada dorsoventralmente de la misma. Se extiende entre el pedículo interno y el punto más anterior de la pared media (Kasuya, 1973; Yamada, 1953). En *Kogia* también se le denomina labio caudal (Schulte, 1917).
16. Labios fónicos: Denominados también labios de mono en delfines (Cozzi et al., 2016). En kógididos son un par de estructura a manera de válvulas que se ubican sobre la cámara vocal y se orientan hacia el lado derecho de la cabeza. Esta estructura se continúa con el canal nasal de la narina derecha y al pasar el aire por la misma se produce la emisión sonora. Los labios fónicos en todos los odontocetos son de tres a cuatro veces el tamaño funcional mínimo, debido a la variabilidad en el tamaño y cantidad de inserciones musculares que los enervan. Este mayor tamaño les permite poder emitir sonido de alta frecuencia sin tener que hacer uso de muchos músculos en simultáneo. En el caso de *Physeter*, la actividad muscular sobre los labios es mínima debido a su posición en el extremo anterodorsal en la cabeza (Thornton et al., 2015).
17. Lacrimojugal: Complejo óseo formado por la fusión de los huesos lacrimal y jugal en cetáceos (Mead & Fordyce, 2009).

18. Melón: Órgano exclusivo de los odontocetos localizado en la región dorsal del cráneo, anterodorsal a los sacos de aire nasales. El melón se compone de tejido conectivo y graso. El melón puede ocupar la región dorsal del cráneo no rostral como en *Inia* o extenderse sobre el rostro como en los Delphinidae. La forma del melón puede ser modificada por los músculos rostrales que lo presionan o extienden. Esta presión muscular modula la focalización sonora (Cranford et al., 1996; McKenna et al., 2012).
19. Messianense: Sexto piso y última edad del Mioceno, posterior al Tortoniano y anterior al Zancleano del Plioceno. Se extiende desde 7.246 hasta 5.33 millones de años (Cohen et al., 2014).
20. Mioceno: Cuarto periodo geológico del Cenozoico, precedido por el Oligoceno y sucedido por el Plioceno. Empezó hace 23.03 y terminó hace 5.33 millones de años (Cohen et al., 2014).
21. Muesca antorbital: En cetáceos, es la muesca formada lateralmente en el maxilar y su lacrimal respectivo en la base del rostro. La muesca antorbital es medial al proceso antorbital y comunica el nervio facial. En algunos physeteroideos la muesca antorbital se modifica originando el surco antorbital. No existe muesca antorbital en otros mamíferos (Mead & Fordyce, 2009).
22. Mysticeti: Grupo de cetáceos que agrupa a todos los modernos rorcuales barbados y a sus antepasados directos. Los modernos misticetos se caracterizan por poseer dos conductos que se abren en el espiráculo (bipartito), presencia de barbas, ausencia de dientes en la adultez y

gigantismo. El término ballena se usa para referirse en específico a los miembros de la familia Balaenidae (Marx et al., 2016).

23. Neoceti: Clado que incluye a los modernos odontocetos y mysticetos. Estos animales son completamente acuáticos, han perdido los miembros posteriores, poseen el espiráculo en la región dorsal del cráneo y han sufrido una reorganización de los huesos del cráneo o telescopía (Marx et al., 2016).

24. Odontoceti: Grupo de cetáceos que agrupan a todos los cetáceos dentados modernos y a sus antepasados directos. Los odontocetos modernos se reconocen por la presencia de un solo espiráculo, presentar una dentición homodonta y su capacidad para ecolocar. Este grupo incluye a los delfines (Delphinidae), ballenas picudas (Ziphiidae), cachalotes (Physeteroidea), marsopas (Phocoenidae) y delfines de río (Iniioidea, Platanistoidea) (Marx et al., 2016).

25. Oligoceno: Tercer periodo geológico del Cenozoico, precedido por el Eoceno y sucedido por el Mioceno. Empezó hace 33.9 y terminó hace 23.03 millones de años (Cohen et al., 2014).

26. Osteosclerosis: Incremento del grado de compactación interna del hueso como resultado de una osificación endocondral incompleta, inhibición de la remodelación (proceso cíclico de la resorción y deposición ósea) y/o el llenado de cavidades internas (Ricqlès & De Buffrénil, 2001) sin efecto en la morfología externa del hueso (Houssaye, 2009).

27. Paquiosclerosis: Condición que combina la hiperplasia de la corteza periosteal (paquiosclerosis) y el incremento del grado de compactación

interna (osteosclerosis) del hueso. Presente principalmente en sirenios (Domning & Biffrenil, 1991).

28. Paquiostosis: Se usa el término paquiostosis *sensu lato* para referirse a un gran número de especializaciones ósea no patológicas relacionadas a la hipertrofia (sobrecrecimiento) del tejido óseo (Abel, 1912). La paquiostosis *sensu stricto* se refiere a la hiperplasia (incremento en la deposición) de la corteza periosteal que origina una alteración en la morfología del hueso incrementando su volumen (De Buffrénil et al., 2000; Houssaye, 2009; Ricqlès & De Buffrénil, 2001).

29. Pars cochlearis: Denominada también porción coclear. En Neoceti la pars cochlearis es una eminencia medial redondeada en el periótico que contiene a la cóclea. Dorsalmente contiene al meato acústico interno, que se asocia con otras estructuras del meato (Mead & Fordyce, 2009).

30. Periótico: Se denomina periótico al petroso de los cetáceos (Craigie, 1831). Este hueso se encuentra altamente modificado y muchas homologías son poco claras al compararse con el petroso de otros mamíferos. En los Neoceti este hueso se encuentra aislado del resto del cráneo. Este hueso se encuentra en la superficie ventral del margen posterolateral del cráneo, ventral al foramen yugular y los huesos que lo rodean (aliesfenoides, exoccipital, basioccipital). Ventralmente se encuentra en contacto con la bulla timpánica. Se encuentra en contacto con el escamoso posterior al proceso postglenoideo (Mead & Fordyce, 2009).

31. Phocoenidae: Son un grupo de cetáceos dentados pequeños, que alcanzan los dos metros y medio de largo. Se caracterizan por el rostro

redondeado, gran bóveda craneana en proporción al rostro, asimetría de los nasales nula y dientes espatulados (Marx, et al., 2016).

32. Plesiomorfía: Se refiere a la condición ancestral o basal de una homología específica (Wiley & Lieberman, 2011).
33. Plioceno: Quinto periodo geológico del Cenozoico, precedido por el Mioceno y sucedido por el Pleistoceno. Empezó hace 5.33 y terminó hace 1.82 millones de años (Cohen et al., 2014).
34. Proceso antorbital: Proyección anterior del cráneo lateral a la muesca antorbital formada por la porción anterolateral del maxilar, lacrimal y jugal. No existe proceso antorbital en otros mamíferos (Mead & Fordyce, 2009).
35. Serravaliense: Cuarto piso y antepenúltima edad del Mioceno, posterior al Langhiense y anterior al Tortonian. Se extiende desde 13.82 hasta 11.62 millones de años (Cohen et al., 2014).
36. Sinapomorfia: Carácter derivado, diferente a la condición ancestral que es compartido por dos taxones o más taxones de un clado monofilético (Wiley & Lieberman, 2011).
37. Synrhina: Se refiere al último clado inclusivo que contiene al más reciente ancestro común de *Platanista*, *Ziphius* y *Tursiops*. Incluye a los Delphinidae, Phocoenidae, Ziphiidae, Monodontidae, Iniodea, Lipotidae, Platanistidae, Squalodelphinidae y Eurhinodelphinidae. Se caracteriza por la presencia de sacos de aire premaxilares, presencia de ligamentos del espiráculo, canal nasal derecho orientado dorsoventralmente, pasajes nasales inmediatamente confluentes distales a las narinas óseas externas y región proximal del etmoides expuesta en vista dorsal (Geisler et al., 2011).

38. Telescopía: Remodelamiento craneal caracterizado por el desplazamiento y compresión de los huesos del cráneo no rostral (Miller, 1923). En Neoceti la telescopía craneal directa o prógrada es exclusiva de misticetos y se caracteriza por el movimiento directo de los elementos craneales posteriores. En odontocetos la telescopía craneal retrógrada se caracteriza por la expansión posterior de los elementos craneales anteriores (Churchill et al., 2018).
39. Teutofagia: Se denomina teutofagia a la ingesta y predación sobre cefalópodos, en especial calamares, practicada por diversos animales marinos incluyendo pinnípedos y cetáceos (Whitehead et al., 2003).
40. Tortoniano: Quinto piso y penúltima edad del Mioceno, posterior al Serravaliense y anterior al Messianense. Se extiende desde 11.62 hasta 7.246 millones de años (Cohen et al., 2014).
41. Ziphiidae: Los zífidos son una familia de cetáceos dentados de tamaño pequeño a medio, de 4 a 12 metros (Solari & Baker, 2007). Se caracterizan por poseer nasales bulbosos, rostro osteosclerotizado, reducción del número dentario y presencia de un synvertex o pseudo techo craneal producido por los huesos del cráneo (Cozzi et al., 2016).